

FUNKTIONELLE BIOLOGIE, ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER VOGELSTIMME

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

RUDOLF DÜRRWANG

aus Basel

1974

Basel

aku-Fotodruck

FUNKTIONELLE BIOLOGIE, ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER VOGELSTIMME

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

RUDOLF DÜRRWANG

aus Basel

1974

Basel

aku-Fotodruck

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren Dr. W. Stingelin und Dr. U. Rahm

Basel, den 21. Mai 1974

Prof. Dr. E. Kellenberger

Dekan



FUNKTIONELLE BIOLOGIE, ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER VOGELSTIMME

INHALTSVERZEICHNIS

I) EINLEITUNG	4
II) BIOLOGISCH-AKUSTISCHE BETRACHTUNG	6
A) DAS AKUSTISCHE KOMMUNIKATIONSSYSTEM DER VÖGEL	6
a) Die Vielfalt der Lautäußerungen und ihre Bedeutung	6
1) Unterschiede von Art zu Art	6
2) Dialektbildung innerhalb einer Art	6
3) Der arttypische Sprachschatz	7
4) Verhaltensvarianten	9
5) Individuelle Stimmunterschiede	10
b) Grundlagen der Informationsübermittlung	11
1) Das Unterscheidungsvermögen des Empfängers	11
2) Die Überwindung von Distanz und Störfaktoren	12
3) Akustisch-funktioneller Vergleich von Sprach- und Gesangsformen	12
4) Die Informationsübermittlung durch die Vogelstimme	14
5) Die Leistungsfähigkeit des Vogellohres	16
6) Die Auswertung einer Botschaft	18
c) Formen der Vogelstimme und ihre Darstellungsmethodik	18
1) Funktionelle Grenzen der Vielfalt als formbestimmende Faktoren	18
2) Die Darstellung der Vogelstimme	21
3) Das sonographische Bild der Lauttypen	24
B) DIE ENTWICKLUNG UND PERIODIZITÄT DER LAUTÄUSSERUNGEN	26
a) Die Entwicklung der Rufe	26
1) Die embryonale Stimme	26
2) Die weitere Entwicklung der Rufe	26
b) Die Gesangsentwicklung	27
1) Allgemeine Übersicht über den Entwicklungsgang	27
2) Typen der Gesangsentwicklung	27
3) Der eigentliche Lernvorgang	28
c) Periodische Erscheinungen und Gesangsgeschehen	30
1) Die zeitliche Abfolge der Gesangsformen	30
2) Quantitative Schwankungen der Gesangsaktivität	30
3) Die periodische Motivabfolge der Gesänge	31

III) ANATOMISCH-ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE BETRACHTUNG	32
A) DAS ADULTE STIMMORGAN	32
a) Eine Uebersicht über die Bauformen	32
1) Grundlegende Merkmale	32
2) Anatomische Besonderheiten des Atemtraktes	35
3) Syrinxtypen und Vogelsystematik	36
b) Der Aufbau der Singvogelsyrinx	37
1) Das Syrinxskelett	37
2) Membranen, Stimmlippen, Bänder	39
3) Die Syrinxmuskulatur	41
c) Die Syrinx im grösseren anatomischen Zusammenhang	45
1) Die Innervierung und Gefässversorgung der Syrinxmuskulatur	45
2) Die Beziehung zum Atmungssystem	47
B) DER ENTWICKLUNGSABLAUF DER SYRINXREGION	49
a) Die Hausentensyrinx	49
1) Die Phase vor der geschlechtlichen Differenzierung	49
2) Der spätere Entwicklungsverlauf	51
b) Das Stimmorgan des Haushuhnes	51
1) Die Anlage des Syrinxkorbes und der Muskulatur	52
2) Das Luftsacksystem und die einzelnen Gewebetypen	52
IV) PHYSIOLOGISCH-FUNKTIONALE BETRACHTUNG	54
A) DAS FUNKTIONSPRINZIP DES STIMMORGANS	54
a) Praktische + theoretische Aspekte der Schwingungserzeugung	54
1) Anatomische Grundlagen	54
2) Voraussetzungen für das Verständnis der Physiologie	56
3) Der Druck im claviculären Luftsack	58
4) Die Phonationsstellung	58
5) Das BERNOULLI-Prinzip	60
6) Der Ablauf der Schwingbewegung	62
b) Merkmale im Schwingungsverlauf von Membranklängen	63
1) Gesetzmässigkeiten der Membranschwingung	63
2) Eigenschaften der Bewegungsformen	66
3) Besondere Einflüsse am Stimmorgan	68
4) Der Stimmbruch bei heranwachsenden Vögeln	70
5) Die Kopplung von Tonhöhe und Lautstärke	71
6) Obertonentwicklung und Harmonie	73
7) Schwingungsformen anatomischer Präparate	75

c) Aktive Modulationsweisen	76
1) Lautstärken- und Tonhöhenänderungen	76
2) Die Beeinflussung der Membranklänge	79
d) Passive Klangformung	80
1) Der Einfluss der Luftröhre	80
2) Die Bedeutung von Glottis, Schnabelhöhle, Zunge und Schnabelstellung	85
3) Besondere Resonanzphänomene	87
e) Die Physiologie der Vogelstimme	89
1) Der Phonationsvorgang	89
2) Atemphysiologie und Lautgebung	92
3) Stimme und Atemphase	92
4) Phonation und Atmung im Flug	94
B) DIFFERENZEN BEIM SINGVOGEL	94
a) Die doppelte Schallquelle	94
1) Der Nachweis einer getrennten Funktion der Syrinxhälften	94
2) Grundsätzliche Konsequenzen einer doppelten Lauterzeugung	96
b) Die Kontrolle der Lautäußerungen	97
1) Die Nervensteuerung	97
2) Die innere Muskulatur	98
3) Die Steuerleistungen	99
4) Der Tonhöhenumfang und die Komplexität des Singvogelgesangs	102
C) UEBERSICHT UEBER DIE ERGEBNISSE UND DAS VORGEHEN IM PHYSIOLOGISCH-FUNKTIONALEN HAUPTTEIL	103
V) ANHANG	105
A) TECHNISCHE ANMERKUNGEN ZU DEN EINZELNEN UNTERSUCHUNGSMETHODEN	105
a) Zusammenfassung der Experimente mit anat. Material	105
b) Modellversuche	106
c) Beobachtungen an lebenden Vögeln	112
VI) LITERATURVERZEICHNIS	113

I) EINLEITUNG

Die Vögel regen unsere Fantasie und unseren Forschungsdrang an wie kaum eine andere Klasse von Lebewesen. Denn sie sind uns Menschen einerseits besonders vertraut, weil sie auf zwei Beinen gehen und Nester bauen, weil viele von ihnen unsere Siedlungen nicht meiden, eine melodiose Stimme haben und ornamentale Gewänder tragen. Andererseits erscheinen uns ihre Flugleistungen, ihr soziales Verhalten und die Vielfalt ihrer Lautäusserungen oft rätselhaft und geheimnisvoll.

Am meisten vermögen die Fähigkeiten der sogenannten 'sprechenden' Vögel wie Raben, Papageien und Beos zu verblüffen. Diesen gelingt es, vom Menschen übernommene Redewendungen situationsgemäss einzusetzen und gewisse Personen oder Dinge passend zu benennen. Der Gebrauch eines erlernten Ausdruckes kann sich dabei im Laufe der Zeit einschränken oder erweitern, so wie zum Beispiel ein Menschenbaby einmal alle lärmenden, schnell beweglichen Gegenstände "Auto" nennen mag.

Anders als dem Kleinkind ist es aber auch diesen gelehrigsten unter den Vögeln unmöglich, mit den Sprachfetzen, die sie sich angeeignet haben, neue und sinnvolle Sätze zu bilden. Denn sie haben nur den unmittelbaren Zusammenhang, in dem eine Wendung gebraucht wird, begriffen, doch nichts von der wörtlichen Bedeutung der Lautgebilde. Die Rufe und Gesänge der Vögel sind Signale, die in einer entsprechenden Situation ebenso unmittelbar verstanden wie geäussert werden. So stösst ein Vogel im Schrecken Warnrufe aus, ganz gleich, ob er sich völlig allein oder mitten in einem Schwarm von Artgenossen befindet. (1)

Verschiedene Faktoren erschweren die wissenschaftliche Untersuchung der Vogelstimme. Einmal stellen die Lautäusserungen der Vögel das komplizierte Resultat einer von der menschlichen Stammesgeschichte vollständig unabhängigen, seit Hunderten von Millionen Jahren andauernden, sowohl physischen, wie auch psychischen und sozialen Evolution dar. Dann liegt das Stimmorgan der Vögel, anders als dasjenige aller übrigen Wirbeltiere, tief im Körper verborgen inmitten der Bruthöhle und direkt über dem Herzen. Es ist zudem nur bei intaktem Luftsacksystem normal funktionsfähig. Da dessen Ausläufer aber unter der Haut beinahe den ganzen Vogelkörper umspannen, führt praktisch jeder operative Vorstoss zu einer Beeinträchtigung des Stimmechanismus. Weiter haben die Forscher ihr Augenmerk lange Zeit hauptsächlich auf besonders begabte Sänger oder 'sprechende' Vögel gerichtet und nach Parallelen zur menschlichen Stimme oder Musik gesucht; ein Vorgehen, das man zwar verstehen kann, welches sich jedoch zumeist als wissenschaftlich nicht sehr fruchtbar erwiesen hat. Schliesslich ist die gesamte Problematik allein schon vom funktionalen Gesichtspunkt aus betrachtet derart vielschichtig, dass eine allzu spezielle Betrachtungsweise der Phänomene immer wieder zu Fehlinterpretationen Anlass geben kann.

Wenn man also die Sprache der Vögel verstehen will, wird man sich von manchen vermenschlichenden oder engstirnigen Vorstellungen zu diesem Fragenkomplex lösen müssen. Man hat das Mitteilungskonzept der Vögel als eine eigenständige Antwort der Natur auf das Problem der Nachrichtenübermittlung aufzufassen und dessen Leistungsfähigkeit sowie Grenzen unvoreingenommen zu beurteilen.

Anhand dreier verschiedener Betrachtungsweisen soll im folgenden versucht werden, ein grundsätzliches Verständnis für die enge Verwobenheit der Detailfragen untereinander und die grössten gesetzmässigen Zusammenhänge zu vermitteln. Im ersten Drittel der Ausführungen (II) wird referiert, wie die Vogellaute in Erscheinung treten, welchen Anforderungen sie zu genügen haben und welchen Veränderungen sie unterworfen sind. Der zweite Hauptteil (III) stellt den Bauplan und die Entwicklung des Stimmorgans in den Mittelpunkt. Als dritter und wichtigster Teil (IV) schliesst dann eine eingehende Untersuchung (vgl. dazu IV/C sowie V) und Erörterung des Prinzips der Tonerzeugung bei den Vögeln an, sowie eine Diskussion von dessen spezifischen Konsequenzen und Komplikationen.

Dabei kann man sich auf eine Vielzahl von Publikationen stützen, von denen am Ende der Arbeit eine Auswahl zusammengestellt ist. Auf diese Angaben weisen die Fussnoten am Schluss mancher Textstellen respektive ganzer Absätze hin. Nützliche Gesamtdarstellungen einzelner Forschungsgebiete sind im Literaturverzeichnis mit einem * gekennzeichnet. Einen guten Ueberblick namentlich über die Biologie der Vogelstimme vermitteln die Bücher von THORPE (1961), ARMSTRONG (1963), HINDE (1969) und THIELCKE (1970 a).

Allgemein lässt sich sagen, dass bis zum 17. Jahrhundert die Abklärung des Ortes der Stimmbildung den Schwerpunkt der wissenschaftlichen Forschung ausgemacht hat (1), während im 18. Jahrhundert der Bau des Stimmorgans (2) und im 19. schliesslich seine Funktion ins Zentrum des Interesses gerückt ist (3). In den Jahrzehnten um die Jahrhundertwende ist seine Entwicklung (4), seine feine Struktur (5) und seine Nervenversorgung (6) genauer untersucht worden. Die Fortschritte der experimentellen Technik (7), der Tonaufzeichnung (8) und der Erforschung der Nervenfunktionen (9) haben dazu geführt, dass in den letzten Jahren auch die Entstehung und Bedeutung der Vogellaute genauer abgegrenzt werden kann.

-
- (1): 5, 114 (2): 68, 100, 139, 184, 188, 255, 258 (3): 40, 82, 161, 167, 183, 201, 202, 270
(4): 170, 254 (5): 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 199, 212, 213 (6): 34, 127
(7): 27, 128, 129, 130, 135, 211, 223, 228, 233, 242, 243, 246
(8): 76, 106, 222 (9): 23, 119, 131, 132, 169, 180, 182, 192, 193

II) BIOLOGISCH - AKUSTISCHE BETRACHTUNG

Dieser Hauptteil gibt eine Uebersicht über die sozialen Bezüge der Vogellaute, sowie die allgemeinen akustischen Gesetzmässigkeiten und die Entwicklungsabläufe, denen sie unterworfen sind. Indem er eine Vorstellung von der Biologie der Lautäusserungen vermittelt, kann er im weiteren auch das Verständnis der Strukturen und Funktionsprinzipien des Stimmorgans erleichtern.

A) DAS AKUSTISCHE KOMMUNIKATIONSSYSTEM DER VOGEL

Als zumeist relativ kleine Lebewesen mit grosser Beweglichkeit und einem hochentwickelten Sozialverhalten sind die Vögel auf ein leistungsfähiges Verständigungssystem angewiesen.

a) Die Vielfalt der Lautäusserungen und ihre Bedeutung

Das hervorstechendste Merkmal der Vogellaute ist ihre Mannigfaltigkeit.

1) Unterschiede von Art zu Art

Die Vertreter aller europäischen Vogelarten lassen sich von einem menschlichen Zuhörer mit einiger Erfahrung allein nach ihrer Stimme einordnen (1). Ja, die Differenzen im Lautinventar von einander sehr nahe stehenden Arten erweisen sich oft als derart typisch, dass sie den Systematikern wichtige Hinweise zur Klärung von Verwandtschaftsbeziehungen liefern können (2).

Bei manchen Entenarten gelingt es den nestflüchtenden Jungen, die Mutter vom Augenblick des Schlüpfens an - zum Teil auch schon etliche Stunden vorher, also noch im Ei - von artfremden Tieren zu unterscheiden (3). Nicht ganz so früh tritt diese Fähigkeit bei den Küken vieler anderer Vögel in Erscheinung (4). Aber selbst Amselkinder halten vom dritten Tage an sogar verschiedene Ruftypen ihrer Eltern auseinander, obwohl es sich bei ihnen im Gegensatz zu den Vertretern der bisher erwähnten Arten um Nesthocker handelt. Solche Jungtiere bedürfen einer längerdauernden elterlichen Pflege, bis sie reif genug sind, das Nest zu verlassen (5).

Umsoweniger wird es demzufolge einem erwachsenen Vogel Mühe bereiten, arteigene Lautäusserungen aus dem Stimmengewirr seiner Umgebung herauszuhören.

2) Dialektbildung innerhalb einer Art

Bei zahlreichen Populationen der unterschiedlichsten Vogelarten führen Gesetzmässigkeiten im Erbgang respektive Besonderheiten in der geographischen Verbreitung gekoppelt mit sozialen Ein-

-
- | | | |
|-----------------|-----------------------------|-------------------------------|
| (1): 154 | (2): 86, 137, 146, 232, 267 | (3): 14, 71, 72, 95, 106, 112 |
| (4): 8, 50, 241 | (5): 156 | |

flusssgrößen zur Ausbildung von spezifischen - zumeist lokal eng begrenzten - Dialekten (1). Diese vermögen sich innerhalb von Arten mit einem gewissen Spielraum beim Erlernen der typischen Gesangsformen (vgl. II/A/c/1 + II/B/b/2), theoretisch in einem Zeitraum von wenigen Generationen so stark auszuprägen, dass es nur noch Tieren mit übereinstimmenden Lautmustern gelingt, zur Paarung zusammenzufinden (2).

Ganz ähnlich wie im Falle heranwachsender Menschen können auch von jungen Vögeln die Sprachvariationen einer Gegend nur bis etwa zum Alter der Erlangung ihrer endgültigen Selbständigkeit übernommen werden. Erwachsene Tiere behalten so zeitlebens weitgehend ihren Sprachschatz bei, auch wenn sie an einen anderen Ort übersiedeln (3). Diese Umstände sind geeignet, die natürliche Auslese von gewissen seltenen Erbeigenschaften zu fördern, deren Vorteile nur unter ganz bestimmten örtlichen Gegebenheiten zum Tragen kommen (4).

Die mögliche biologische Zweckmässigkeit eines solchen undramatischen Isolierungsmechanismus leuchtet unmittelbar ein. Doch Beobachtungen bei Vogelarten, die sich erst in jüngster Zeit aufgespalten haben, zeigen, dass das Lautinventar gegenüber anderen Merkmalen wie Gefiederfärbung oder Schnabelform allgemein eine eher geringe Tendenz zur Veränderung aufweist.

Da sich für jeden einzelnen Vogel verschiedene Faktoren, welche das Repertoire beeinflussen, überlagern (vgl. II/A/a/3, 4+5), lassen sich Dialekte generell nur mit statistischen Methoden zuverlässig abgrenzen.

3) Der arttypische Sprachschatz

Als Sprachschatz einer Art wird in der Folge die Gesamtheit all jener Laute bezeichnet, die als Nachrichtenträger in Frage kommen. Der Einblick in Art und Umfang des Informationsgehaltes sowie dessen Verschlüsselung ist nach wie vor bruchstückhaft (5).

Es hat sich namentlich bei den Singvögeln als praktisch erwiesen, die Lautäusserungen gesamthaft in zwei Kategorien einzuteilen: in Rufe und Gesänge. Ausserhalb der Ordnung der Singvögel kann eine solche Unterscheidung nur sehr willkürlich vorgenommen werden.

Als Rufe bezeichnet man einfachere Lautgebilde, die meist von Vögeln verschiedenen Geschlechts, Ranges und Alters gleichermassen geäussert werden. Sie spielen das ganze Jahr hindurch eine wichtige, meist direkt einsichtige, informative beziehungsweise stimulierende Rolle im Zusammenleben der Individuen. Der eigentliche Gesang ist dagegen allgemein stärker an ein bestimmtes Geschlecht und Alter sowie an den sozialen Status und den jahreszeitlichen Rhythmus gebunden. Wieviel Information in den Lautäusserungen eines Vogels enthalten sein kann, veranschaulicht die Tabelle 1.

(1): 224, 236 (2): 153, 225 (3): 151 (4): 227 (5): 19, 26, 38, 86, 98, 117, 159, 205, 218, 248

TABELLE 1

Übersicht über den allgemeinen Informationsgehalt der Lautäusserungen

Komponenten, die bei der Gesangsaktivität eine untergeordnete Rolle spielen, sind mit * gekennzeichnet.
(nach ARMSTRONG 1963)

<u>Identität</u>	<u>Motivation</u>	<u>Umgebung</u> Hinweise bezüglich
- Art	- Aggressivität	- eigene Position
- Geschlecht	- Sexualität	- Revier
- Individuum	- andere Bedürfnisse (*)	- Gegenstände (*)
- Status	- Flucht oder Alarm (*)	- Artgenossen oder Raubfeinde (*)

Die Singvögel verfügen ähnlich wie die höheren Affen über rund ein Dutzend Ruftypen (1). Diese können ihren Aussagewert mit wechselnden Umweltbedingungen ändern oder vom Vogel auch aktiv - zum Beispiel in ihrer Lautstärke - einer Situation angepasst werden (2). Manche Warn-, Flug- und Futterrufe werden von den Vertretern verschiedenster Vogelarten selbst über grosse Distanz gegenseitig beachtet. Sie stimmen oft auch untereinander auffällig in ihrem durch den jeweiligen Verwendungszweck geprägten Klangbild überein (vgl. II/A/c/1).

Der Gesang dagegen interessiert nur den Artgenossen. Im einfachsten Fall ist er zwar lediglich aus bestimmten oft und laut wiederholten Ruffolgen zusammengesetzt. Bei den am höchsten entwickelten Vogelordnungen tritt er aber als besonders differenzierte, formenreiche Verhaltensweise auf. Zum Beispiel kann eine einzelne Amsel über viele Hundert unterschiedliche Strophen oder ein Rotkehlchen über mehr als tausend verschiedene Motive verfügen (3).

Eine solche Vielfalt braucht nicht angeboren oder aus dem Lautbestand von verschiedenen benachbarten Artgenossen zusammengetragen zu sein. Denn der Impuls zur Nachahmung auch artfremder Lautmuster ist unter Singvögeln, Papageien und Kolibris weit verbreitet. Er nimmt beispielsweise bei den 'sprechenden' Vögeln, den sogenannten Spöttern und einigen Brutparasiten extreme Formen an (4). Gewöhnlich tritt die imitative Tendenz wenig in Erscheinung, weil es die meisten Vögel ausserordentlich geschickt verstehen, übernommene Laute abzuändern und nahtlos in ihr Repertoire einzubauen (5). Wo fremde Strophen exakt kopiert werden, reagieren Vertreter der nachgeahmten Vogelarten auf die Imitationen in der Regel genauso wie auf art-eigene Lautäusserungen (6). Umgekehrt sprechen auch die Imitatoren, sobald sie ein fremdes Muster übernommen haben, auf dieses Motiv der nachgeahmten Vögel an (vgl. II/B/b/3) (7). Der biologische Sinn des akustischen Mimikri ist in den meisten Fällen noch unverstanden.

(1): 151 (2): 125, 194 (3): 19, 243 (4): 16, 87, 174, 227, 237 (5): 247 (6): 185 (7): 229

Zur Benennung der Untereinheiten eines Vogelgesanges existiert ein ganzer Katalog von Fachausdrücken. Vom kleinsten physikalischen Baustein, der Schwingung, ausgehend, gelangt man über den Ton zum Element (engl. note; engl. element meint zusätzlich von einer einzigen Schallquelle stammend (1)), der einfachsten ununterbrochenen natürlichen Lautäußerung. Als nächste Stufe wird oft das Motiv oder die Silbe (engl. syllable), die kleinste bevorzugt zusammen und meist kontinuierlich vorgetragene Gruppe von Elementen vor die Strophe (engl. song) eingeschoben. Letztere stellt einen Komplex dar, der durch eine deutliche Pause von der nächsten Reihe von Elementen respektive Motiven oder Silben abgegrenzt ist. Die ganze Strophenfolge wird dann als Gesang (engl. general song pattern) bezeichnet, bei stereotyper Wiederholung oft auch als Schlag (2).

4) Verhaltensvarianten

Von den Vertretern vieler weniger hoch entwickelter Vogelordnungen werden territoriale Laute während oft extremen immer gleichen Halsbewegungen ausgestossen. Bei den Singvögeln lassen sich entsprechende Erscheinungen nur in ganz vereinzelt Fällen beobachten. Sie verbleiben zum Singen gewöhnlich weitgehend in ruhender Position auf einer bestimmten Warte sitzen. Vor allem im Rahmen von Balzritualen kann aber auch während Tanzdarbietungen in besonderen Stellungen gesungen oder ein regelrechter Fluggesang vorgeführt werden. Wo das Gesangsverhalten bei sehr unterschiedlichen Gelegenheiten zur Anwendung kommt, werden oft je nach Funktion der Lautäußerungen die Strophenwahl, Lautstärke oder andere Charakteristika des Vortrags verändert (3).

Die verbreitetste Gesangsform ist der sogenannte Kontergesang. Mit ihm verteidigen verschiedene, im allgemeinen männliche Revierbesitzer ihr Territorium lautstark in der Art eines 'Wettsingens'. Bei solcher Gelegenheit, oder auch wenn ein einzelner Vogel allein singt, kann zudem ein Sexualpartner angesprochen und angelockt werden.

Zum Kontergesang scheinen genaue Spielregeln zu gehören. Ob und wie die Antwort in ihrer Form und ihrem zeitlichen Einsatz auf den Widersacher abgestimmt wird, unterliegt gewissen Gesetzmässigkeiten. Bei überstürzten Antworten gehen die Rivalen formal nicht auf ihren Gegner ein, während bei mässig schneller Reaktion einzelne auffällige sprachliche Merkmale übernommen werden. Bei gemächlicher Erwiderung wird sogar der feinere Aufbau des Vorbildes oder eine sequenzielle Folgebeziehung berücksichtigt (4). Im Extremfall kann es dazu kommen, dass Nachbarn ihr Repertoire im Laufe der Zeit gegenseitig weitgehend angleichen (5).

Auf die besagte Weise erfährt ein Revierbesitzer nicht nur, inwieweit sein Gesang von den rivalisierenden Kollegen beachtet wird. Sondern dieses Ritual könnte noch einen tieferen biologischen

Sinn haben: Ein Vogel reagiert nämlich gerade auf diejenigen gehörten Gesangsformen am stärksten, die er selbst am meisten zu singen pflegt (vgl. II/B/b/3) (1). Nun wird ihm, wie eben geschildert, mit einer umso getreueren Kopie seines eigenen Gesanges gekontert, je gemüthlicher es sein Gegenüber mit der Antwort nimmt. Umgekehrt berücksichtigt die Replik desto weniger Eigenheiten einer Vorlage, je hastiger sie erfolgt. Durch diesen einfachen Mechanismus wird also die Auseinandersetzung tendenziell auf einem mittleren emotionalen Niveau gehalten.

Manchmal bieten beide Teile eines Paares oder gar einzig die Weibchen territoriale Gesänge dar. Besonders dort, wo die äusseren Geschlechtsmerkmale nur schwach ausgeprägt erscheinen oder aussergewöhnliche Formen der Arbeitsteilung zu verzeichnen sind.

Bei vielen Vogelarten zeigen als Ausnahme ältere Weibchen mit gestörtem Hormonhaushalt Gesangsaktivität.

Zwischen den Partnern eines Vogelpaares kann unter Umständen ein Duett-singen oder Wechselgesang beobachtet werden (2). Dabei singt jeder Vogel gewöhnlich nur einen Teil des gemeinsamen Repertoires; entweder gleichzeitig mit seinem Gefährten oder abwechselnd. Nur in Ausnahmesituationen trägt ein Tier allein den ganzen Text oder die Passagen des Gatten vor, um diesen beispielsweise bei einer Trennung wieder zurückzufeuern (3).

Unter ungestörten Verhältnissen führt ein Männchen eine solche Gesangsdarbietung an. Sie wird in der Form von Trio- und Quartettgesängen umso verschnörkelter, je mehr Vögel in einer Gegend beieinander wohnen, respektive am Gesang mitwirken. Bei vier und mehr Teilnehmern tritt zunehmend eine Neigung zur Aufspaltung des Chores in einzelne Duette und Trios hervor. Stets sind aber die Beiträge der Mitwirkenden auf $\frac{1}{4}$ Ton und $\frac{1}{100}$ Sekunde genau aufeinander abgestimmt.

Diese Gesangsweise dient nachtaktiven oder im Dickicht lebenden Vögeln zur gegenseitigen Ortung. Sie erleichtert den Bewohnern äquatorialer Breiten, wo kaum ein jahreszeitlicher Rhythmus spürbar ist, auch die Harmonisierung des Fortpflanzungsverhaltens (4).

5) Individuelle Stimmunterschiede

Von Individuum zu Individuum scheinen bei den Vögeln noch ganz persönliche - für den Menschen meist nicht direkt hörbare - Varietäten vorhanden zu sein. Man hat nämlich zeigen können, dass häufig Meeresvogelpaare einander und ihre Jungen allein nach der Stimme unter vielen Hundert Artgenossen wiederfinden können (vgl. dazu Abbildung 4) (5). Die Nestlinge von Bodenbrütern, namentlich Koloniebewohnern, kennen ihre Eltern oftmals schon bald nach dem Schlüpfen, in andern Fällen dagegen erst kurz vor dem Ausfliegen persönlich (6). Die Küken mancher Entenarten ziehen

(1): 103 (2): 240 (3): 126 (4): 20, 38, 108, 244 (5): 109, 113, 117 (6): 33, 49, 51, 73

im Experiment spontan die Rufe ihrer Mutter einigen ganz ähnlich klingenden Lautäußerungen ihrer Geschwister vor, kaum haben sie das Ei verlassen (1). Auch Vogel Männchen, welche ein Revier verteidigen, lernen den Gesang ihrer Nachbarn im Laufe der Brutperiode genau kennen. Sie werden nur noch dann wirklich aggressiv, wenn ein Fremdling in der Nähe zu hören ist oder der Gesang eines Nachbarn plötzlich von einem ungewohnten Ort aus zu ihnen dringt (2).

Diese Beispiele machen deutlich, dass selbst feinste Stimmunterschiede nicht etwa zufällig zu sein brauchen. Sie können den Zweck erfüllen, bestimmte Ordnungsprinzipien im Zusammenleben der Vögel zu verankern. Dies geht auch aus der folgenden Tatsache hervor: Dort wo mehrere Vogelarten mit ähnlichen Verhaltensweisen den gleichen Lebensraum teilen, weichen deren Stimmtypen besonders stark von einander ab. Dagegen kann der Sprachschatz einer einzelnen solchen Art in einer Gegend, wo alle möglichen Konkurrenten fehlen, weitgehend verarmen (3).

b) Grundlagen der Informationsübermittlung

Die akustische Uebermittlung einer Botschaft fusst auf bestimmten physikalischen Grundlagen.

1) Das Unterscheidungsvermögen des Empfängers

Gewöhnlich gelingt es auch einem menschlichen Zuhörer ohne Mühe, die Stimmen und Lauttypen der einzelnen Vogelarten aufgrund des unterschiedlichen formalen und klanglichen Aufbaus auseinanderzuhalten.

Bestimmte Nuancen können dagegen kaum mit grösstem technischem Aufwand und erst recht nicht nach Gehör beurteilt werden. Dies gilt vor allem für die subtilen Differenzierungen im zeitlichen Ablauf der Lautäußerungen, welche für die Individualerkennung bei vielen Vögeln entscheidend sind. Sie lassen sich meist nur empirisch durch umständliche Testreihen im Tierversuch nachweisen.

Während nämlich das Hörorgan der Vögel auf die Registrierung solcher Feinheiten spezialisiert ist, weist unser Ohr andere charakteristische Eigenschaften auf. Es ist eben in seinem Leistungsvermögen - genauso wie übrigens die meisten klassischen bioakustischen Untersuchungsmethoden - auf die Besonderheiten unserer eigenen Stimme ausgerichtet.

Für das Wiedererkennen eines menschlichen Sprechers ist der Klangeindruck von hervorstechender Bedeutung. Denn dieser wird - im Gegensatz zur Situation beim Vogel, wo er stärker durch die Schallquelle selbst geprägt ist - entscheidend durch die individuelle Form der Rachen-, Mund- und Nasenhöhle, des Gebisses, der Zunge sowie der Lippen bestimmt. Zumindest solange die Resonanzräume als relativ abgeschlossene Gebilde wirksam sind. Beim Rufen verformen sich jedoch

die Hals- und Mundpartie immer mehr zu einem offenen Schalltrichter.

2) Die Ueberwindung von Distanz und Störfaktoren

Der Klangcharakter der menschlichen Stimme verändert sich noch aus anderen Gründen unwillkürlich - aber nicht zufällig - je nachdem, ob geflüstert, mit normaler oder mit erhöhter Lautstärke gesprochen wird. Eine kurze Betrachtung solcher gesetzmässiger akustischer Anpassungen an unterschiedliche Gesprächsumstände ist sinnvoll. Sie kann das Verständnis der funktionalen Eigenheiten und des Informationswertes diverser Lautmuster erleichtern.

Beim Flüstern werden die Geräuschkomponenten einseitig betont. Und zwar nicht allein, weil die Verständlichkeit unserer für den 'Nahverkehr' konzipierten Sprache entscheidend von der Transparenz der Konsonanten abhängt. Sondern ebenso sehr, weil bei diesen letzteren der Anteil der sehr hohen Töne stark überwiegt und sich solche sowohl leichter gerichtet abstrahlen lassen, als auch im Gelände mit wachsender Entfernung besonders schnell verloren gehen (vgl. II/A/c/1).

Beim Rufen dagegen werden diese höchsten Frequenzbereiche vernachlässigt, während die mittelfrequenten reinen Anteile, die Vokale, hervorgehoben werden. Dadurch engt sich der Tonumfang von oben her gegen den Bereich der besten Hörfähigkeit hin ein. Doch gleichzeitig rücken auch die verschiedenen Vokale in ihrer Tonhöhe immer mehr zusammen und verschieben sich frequenzmässig gemeinsam nach oben gegen das Optimum der Empfindlichkeit unseres Ohres hin (gehobene Stimme!). Sie erreichen jenes schliesslich beim lautesten Schreien, wenn sich die Stimme 'überschlägt'. Weiter fällt auf, wie die klingenden Silben gleichmässig stark gedehnt und unter Vereinheitlichung der dazwischenliegenden Pausen konstant mit grösstmöglicher Lautstärke wiedergegeben werden. So können Umgebungsgeräusche und Echos leisere oder kurze Teile der Botschaft nicht mehr leicht zudecken.

3) Akustisch-funktioneller Vergleich von Sprach- und Gesangsformen

Es soll nun untersucht werden, inwiefern die in den letzten Abschnitten dargestellten Gesetzmässigkeiten einen kritischen Einblick in manche Aspekte unseres eigenen Sprachgebrauchs erlauben, oder ob sie gar einen akustisch fundierten Brückenschlag zur Vogelstimme ermöglichen.

Vom Gesichtspunkt der Akustik aus betrachtet vermag es nicht zu erstaunen, dass - im Einklang mit dem oben Gesagten - menschliche Sprachen von höchst unterschiedlicher Eigenart in ganz bestimmten Lebensbereichen global zum Durchbruch gelangt sind:

Das sehr nuancierte, konsonantenreiche Französische beherrscht das Feld des intimen Zwiegesprächs, der fein abgestimmten, prägnanten dialogischen Auseinandersetzung in der Diplomatie, Jurisprudenz und im verbal dominierten Chanson.

Das sich weitgehend aus Vokalklängen zusammensetzende, melodiöse Italienische gibt in der Oper den Ton an, also einem Bereich der direkten stark emotionalen Kommunikation mit einem breiten Publikum.

Ein in den mittleren Lagen verharrender Klang, eine ausgewogene Dynamik sowie ein gleichförmiger Sprachfluss verleihen schliesslich dem Englischen seinen neutralen Charakter und sein Durchsetzungsvermögen. Beide Qualitäten haben es dieser Sprache erleichtert, sich die Domänen der technischen Nachrichtenmedien, der sachlichen Information und der lautstarken modernen Unterhaltungsmusik weltweit zu erschliessen. Oder anders ausgedrückt: die indirekte Erfassung einer grossen Zahl von Interessenten.

Die Sicherheit der Uebermittlung und die Aufmerksamkeit des Empfängers können ausser mittels klanglicher Korrekturen auch durch mehrmalige Wiederholung einzelner Teile (Triller, Jodel) erhöht werden. Oder durch ausgeprägte, über lange Zeit beibehaltene tonliche und rhythmische Gliederungsmuster (Dreiklänge, musikalisches Taktmass).

So findet zum Beispiel ein Volkssänger im Rahmen eines bestimmten traditionellen Liedes, welches ihm das Interesse und Wohlwollen der Anwesenden sichert, noch genügend Spielraum, um seine individuellen Fertigkeiten und Anliegen zum Ausdruck zu bringen.

Bei allen Anstrengungen eine beträchtliche Distanz zu überwinden, beziehungsweise eine grosse Zahl von Zuhörern ohne technischen Aufwand zu erreichen, tritt der subtile Sinngehalt der Aussage weitgehend hinter den offensichtlichsten Antrieben der Beteiligten zurück (konsonantenreiches Chanson → vokal getragene Oper). Die ursprünglichsten Gesänge und Musikformen der Menschen dienten ihnen denn auch dazu, ihre Tätigkeiten (Arbeitsgesang) oder ihre Stimmungslage (Kriegs- und Ritualgesang) in Einklang zu bringen (1).

Einige der vorangegangenen Bemerkungen deuten gewisse Parallelen zwischen den Urformen des menschlichen Gesanges und dem Vogelgesang an. Die Meinungen darüber, inwiefern die in der Literatur implizierten oder ausgesprochenen Analogieschlüsse von der menschlichen Stimme zu derjenigen der Vögel überhaupt zulässig sind, gehen weit auseinander. Folgende drei generelle Aussagen lassen sich aber kaum entkräften:

- 1) Als Sprache darf jedes Signal bezeichnet werden, das eine Anweisung gibt, die so verstanden wird, dass sie in einer konkreten Situation eine sinnvolle Handlung ermöglicht (WITTGENSTEIN 1953).
 - 2) Im ursprünglichen Gesang und während erregtem Stammeln eines Menschen überdecken emotionale Impulse meistens alle begrifflichen Strukturen, und solchen Ausdrucksformen kann ähnlich wie auch dem Vogelgesang die Funktion eines Energieventils zukommen.
 - 3) Die Sprachübermittlung ist unter gegebenen Umständen, unabhängig von der Identität der beteiligten Lebewesen, den gleichen allgemeinen akustischen Gesetzmässigkeiten unterworfen:
- (1): 93

Beispielsweise soll im Rahmen eines Vogelgesanges mit einem Minimum an Aufwand ein Signal produziert werden, das relativ unabhängig von behindernden oder störenden Umweltfaktoren rundherum auf weite Distanz erkannt werden kann. Es drängen sich dann allein vom akustischen Standpunkt aus betrachtet rhythmisch und klanglich auffällige Folgen von ziemlich reinen Tönen auf, die für unser Ohr eben oft überraschend melodisch klingen (vgl. auch IV/A/b/6).

Auf die generelle Frage, weshalb verblüffend viele Reizmuster, welche im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung auftreten - man denke neben den Laut- und Duftsignalen nur an die Farbenpracht der Blütenpflanzen, eines Vogelgefieders oder Schmetterlingsflügels - , unser ästhetisches Empfinden so sehr ansprechen, weiss die Wissenschaft allerdings keine schlüssige Antwort (1).

Im nächsten Abschnitt soll nun der Informationswert einiger Signalfolgen erörtert werden. Und zwar zuerst an einem ausgewählten konkreten Beispiel, wo keine ästhetischen Komponenten die Diskussion der Zweckmässigkeit des vorgefundenen akustischen Verständigungsverfahrens erschweren.

4) Die Informationsübermittlung durch die Vogelstimme

Im Gegensatz zur menschlichen Stimme, die bei uns heute vorwiegend zum gesprächsweisen Gedankenaustausch eingesetzt wird, muss die Vogelstimme gewöhnlich eine grössere Distanz überwinden. Weit weniger als ihr Frequenzspektrum oder ihre Lautstärkendifferenzen wird dabei dem Uebertragungsweg, wie schon angedeutet, die zeitliche Gliederung der Signale beeinflusst. Zumal wenn sich diese durch ausreichende Redundanz (etwa: Ueberschuss, Wiederholung) auszeichnen. Nicht zufällig verwendet der Mensch zur Kommunikation über grosse Entfernungen ebenfalls eine Zeit-Codierung von Signalen geringer Variation und Bandbreite: von der Buschtrommel über das Alphorn und die Telegrafie bis hin zur digitalen Nachrichtenaufbereitung in der modernen Fernmeldetechnik.

Wie man nun erwarten mag, ist das Prinzip des reinen Zeit-Codes im Vogelreich dort am ausgeprägtesten verwirklicht, wo die Schwierigkeiten am bedeutendsten sind, nämlich bei den in grossen Kolonien brütenden Meeresvögeln (2).

Pinguinelttern haben beispielsweise kein Nest und unter den Zehntausenden von Tieren auch kaum andere wirksame optische Anhaltspunkte zum Wiederfinden ihres Partners nach der Rückkehr eines der beiden Tiere von der monatelangen Nahrungssuche im Meer. Beim Kaiserpinguin ist nun jedes Männchen durch eine zwei Sekunden lange Folge von etwa zehn Rufblocks mit individueller Länge und zeitlicher Verteilung charakterisiert, jedes Weibchen gar durch zwanzig etwas kürzere Schreie (3). Zehn bis zwanzig solche Einzelsignale lassen sich nach Zufallskriterien zu Milli-

onen von möglichen Mustern kombinieren. Diese extreme Zahl schliesst praktisch aus, dass selbst in der grössten Kolonie der gleiche Code zweimal auftritt. Unabhängig von dieser strengen formalen Fixierung kann der Aussagewert der persönlichen Botschaft je nach Motivation verändert werden. Entweder durch die gleichförmige Dehnung einer einzelnen Serie von Zeichen, durch die unterschiedliche Komposition von mehreren Ruffolgen oder durch die Miteinbeziehung von weniger individuell gefärbten Lauten.

Erst für wenige Vogelarten sind bis heute die Mechanismen der Art- und Individualerkennung abgeklärt worden. Differenzen in der zeitlichen Abfolge der Elemente haben sich dabei mehrheitlich als ausschlaggebend gegenüber Unterschieden im Klangcharakter, der Tonhöhe, der Lautstärkenverteilung oder der Reihenfolge einzelner Teile erwiesen. Ja, in einigen Fällen haben Vertreter bestimmter Vogelarten ihre eigene Stimme auch dann noch selbstverständlich wiedererkannt, wenn ihnen diese durch den Rückwärtslauf einer Tonbandaufnahme in für unsere Ohren bis zur Unkenntlichkeit entstellter Form vorgespielt worden ist (1).

Für niedrig organisierte Vögel gelten solche Regeln jedoch oft nur mit grossen Vorbehalten. Wohl als Folge der recht unpräzisen Kontrollmöglichkeiten ihrer Lautgebung in der Zeitachse sind dort die allgemein ziemlich konstanten Tonhöhen- und Klangverhältnisse bei der Beurteilung der Signale häufig von hervorragender Bedeutung (2).

Mit besonders sorgfältig ausgewerteten Experimenten ist es HELB (1973) gelungen, diejenigen Faktoren zu bestimmen, welche im Fitisgesang für die klar zu unterscheidenden Kurz- oder Langzeitwirkungen auf das Verhalten von Artgenossen verantwortlich sind. Zwei extreme Resultate lassen aufhorchen: Einmal hat dieser Forscher durch das Aneinanderreihen sehr wirksamer Elemente Attrappen zusammenzustellen vermögen, die von den Vögeln mehr als doppelt so stark beachtet worden sind, wie der durchschnittliche Artgesang. Auf der anderen Seite hat der Ersatz der komplizierten Fitislaute durch einfache, lediglich bezüglich Tonhöhe und zeitlicher Abfolge ungefähr ins generelle Gesangsschema passende Sinustöne (Abbildung 5 m+n) keinerlei messbare Verminderung der Attraktivität der Strophe ergeben.

Bei vielen Singvögeln ist der rhythmische Aufbau im ererbten Gesangsschema präziser festgelegt als die klangliche Gestalt der Elemente. Daraus kann man folgern, dass Formen zeitlicher Codierung, wie sie bei niederen Wirbeltierklassen und anderen Stämmen des Tierreichs überwiegen, auch bei den Vögeln stammesgeschichtlich am ältesten sind (3).

Trotzdem darf nicht der Eindruck entstehen, die Vögel würden prinzipiell nur eine einzige Qualität ihrer Lautäusserungen erfassen. Genauso wie an der Uebermittlung irgend einer Nachricht mindestens zwei von einander unabhängige physikalische Grössen teilhaben müssen, registriert und bewertet der Vogel immer zahlreiche Eigenschaften eines Signals. Selbst dann, wenn für sein Verständnis der Botschaft nur wenige Aspekte von Wichtigkeit sind (4).

(1): 235 (2): 83 (3): 8 (4): 19, 26, 98, 159, 178, 248, 252, 253

5) Die Leistungsfähigkeit des Vogelohres

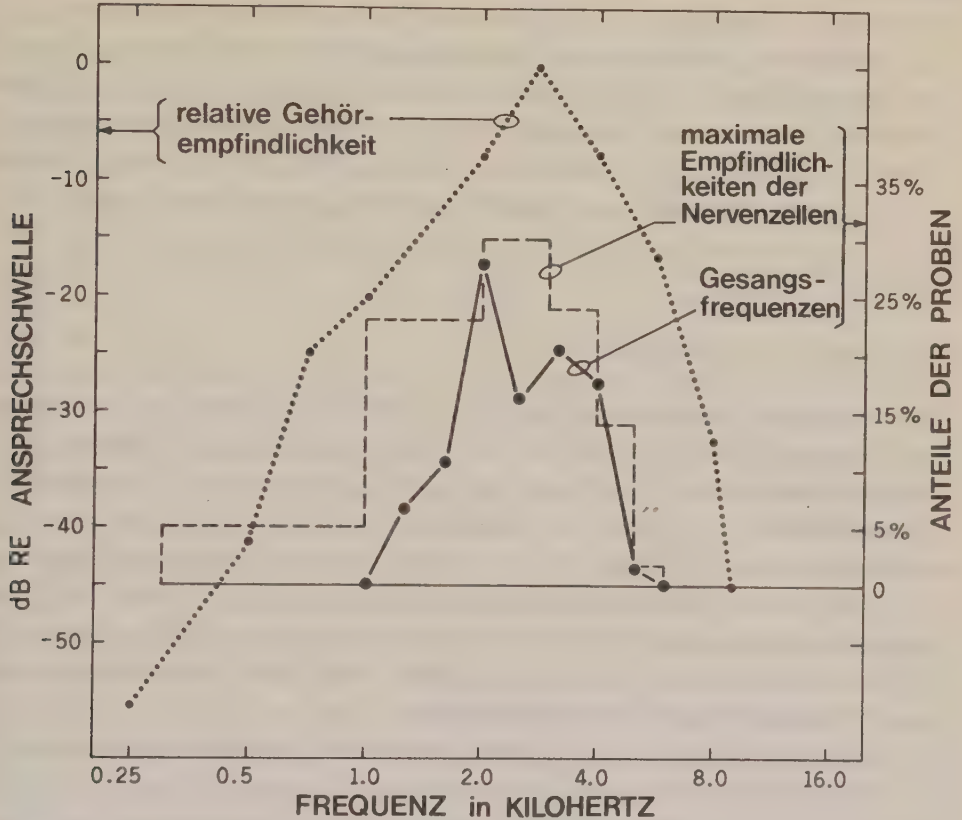
Auf die Bedeutung des rhythmischen Aufbaus der Vogellaute weisen nun auch die Tatsachen hin, dass das Vogelohr ein zehnmal besseres zeitliches Auflösungsvermögen besitzt als das menschliche (1) und ein Vogel Zeitintervalle ungefähr zehnmal besser einzuhalten vermag als der Mensch (2). Zudem sind fünf Prozent der Nervenzellen im höchsten akustischen Zentrum eines Singvogelhirns auf die Auswertung von Frequenzschwankungen und deren Richtung spezialisiert (3). So kann ein Vogel Modulationen auch dann noch als einzelne Phänomene wahrnehmen, wenn sie sich wie in den meisten Gesängen einige Hundert Male in der Sekunde wiederholen. Uns erscheint dagegen ein schneller als mit rund zwanzig Takten pro Sekunde pulsierendes Tongemisch als einheitlicher Klang. Die Fähigkeit bestimmte Tonhöhen zu erkennen und zu reproduzieren liegt bei den Vögeln etwa im Bereich des normalen menschlichen Unterscheidungsvermögens oder kann in manchen Fällen an ein 'absolutes Gehör' heranreichen. Die Erinnerung für kleine Tonhöhenunterschiede scheint bei einigen Vögeln besser ausgeprägt zu sein als beim Menschen (4).

Manche der beobachteten Unterschiede haben ihre Parallele im anatomischen Aufbau des Vogelohres. Dieses besitzt eine Gehörschnecke, die kürzer, weniger eingerollt und relativ breiter ist, also stärker bedämpft, als diejenige der Primaten, dafür in ihrer Vertikalen über längere Streifen von Sinneszellen verfügt (5). Die Gesamtzahl der Hörelemente scheint im Durchschnitt trotzdem um etwa eine Größenordnung geringer zu sein. Doch die Empfindlichkeit des Singvogelohres reicht in ihrem Optimum immer noch an diejenige beim Menschen heran (6). Sie kann sich übrigens als Besonderheit unter der Kontrolle der Schnabelmuskulatur vorübergehend um etwa eine Zehnerpotenz verringern.

Die Hörschärfe beispielsweise einer Eule vermag die unsrige zwar in einem bestimmten Frequenzband ohne weiteres zu übertreffen (7). Nach den Grenzen des Hörbereiches hin fällt sie jedoch ziemlich schnell ab. Die Vögel hören demzufolge sehr tiefe und extrem hohe Töne generell schlechter als der Mensch. Dieser Umstand braucht aber ihre Verständigungsmöglichkeiten gar nicht nachteilig zu beeinflussen. Da nämlich die Vögel zur Nahrungssuche und Feindvermeidung kaum auf das Ohr angewiesen sind, hat sich dessen Leistungsfähigkeit weitgehend auf den arttypischen Stimmumfang ausrichten können. Tatsächlich stimmt der Bereich der besten Hörfähigkeit im Einklang mit hirnelektrischen Befunden allgemein sehr gut mit dem Schwerpunkt des Frequenzspektrums der eigenen Lautäusserungen überein (Abbildung 1) (8).

Auch die höhlenbewohnenden Vögel, welche auf Echolotung angewiesen sind, kommen mit Signalen von wenigen Tausend Schwingungen pro Sekunde (=Hertz, abgekürzt Hz) aus. Im Gegensatz zu den Fledermäusen, die zum Teil Impulse von über hunderttausend Hertz zur Orientierungshilfe auszusenden pflegen (9). So reichen nur die höchsten Obertöne mancher Rufe oder Gesänge über die -----
(1): 131 (2): 108 (3): 143 (4): 124 (5): 241 (6): 208 (7): 44 (8): 132 (9): 78, 155, 187

Abbildung 1: HOERSCHAERFE UND GESANGSSPEKTRUM. Punktiert: Experimentelle Hörkurve; ausgezogene Linie: Verteilung der Gesangsfrequenzen; unterbrochen begrenztes Blockdiagramm: Frequenzrepräsentation im Nucleus angularis. (nach DOOLING et al 1971, veränd.)



Hörschwelle der Vögel hinaus, während andererseits der verbleibende Hörbereich unterhalb der tiefsten eigenen Lautäußerungen der Erkennung von fernen Bodenfeinden dienen dürfte (1).

Zum Abschluss dieses Fragenkomplexes noch ein Hinweis: Es werden immer wieder Schlüsse gezogen von der Anatomie und Physiologie des Ohres zum Höreindruck der Vögel und von der Nachrichtentechnik zur Organisation der Lautäußerungen. Solche Gedankenverbindungen müssen bei aller Evidenz der Daten doch weitgehend hypothetisch bleiben, solange die Codierungs- und Decodierungsprinzipien des Zentralnervensystems nicht bedeutend besser verstanden sind. Um

(1): 196, 207, 209, 263

eine Vorstellung von dieser Problematik zu gewinnen, braucht man sich etwa nur die Situation im Gehörnerv zu vergegenwärtigen. Dort sind ziemlich unabhängig von der Qualität eines Schallreizes stets etwa ein Viertel der rund vierzigtausend Fasern erregt. All diese Nervenimpulse werden nun auf ihrem Weg von Schaltstelle zu Schaltstelle immer stärker verformt, bis schliesslich ihre Beziehung zu einem auslösenden Ereignis kaum mehr erkennbar ist (1). Neben diesem unablässigen Strom an aufsteigenden Informationen vermögen gleichzeitig die höchsten Zentren in umgekehrter Richtung durch Nervenimpulse monotone Reize bis auf die cochleare Ebene hinunter auszublenden (2). Endlich werden die beiden Fragen ob überhaupt etwas und was genau zu hören ist, von untereinander unabhängigen Mechanismen abgeklärt. Ebenfalls an ganz unterschiedlichen Orten im Gehirn wird eine Tonhöhe analysiert, ihre Aenderung festgestellt oder eine Abfolge von Tönen erkannt (3).

6) Die Auswertung einer Botschaft

Mit der Sicherung der akustischen und nervösen Uebermittlung der Signale ist erst eine Seite des Kommunikationsproblems bewältigt. Schon in der Einleitung ist angetönt worden, dass die Vogelrufe - und in mancher Hinsicht gilt dies auch für die Gesänge - unmittelbar gefühlsbedingte und situationsgebundene, also weitgehend ungerichtete Lautäusserungen sind. Was immer ein Vogel in die Welt hinauspeift, er vermag den oder die Empfänger, für welche die Meldung von Bedeutung sein kann, in den allermeisten Fällen nicht zu benennen. Wie kommt es nun, dass trotzdem in der richtigen Situation die passende Reaktion ausgelöst wird, wo doch jeder einzelne Vogellaut, wie erläutert, ein ganzes Spektrum von Informationen enthält? Indem jeder Zuhörer von der Botschaft nur soviel beachtet, wie in seinem Fall einen Sinn ergibt.

Ein klassisches Beispiel hierzu: Der Kuckucksruf bedeutet etwa: "Kuckuck mit eigenem Revier sucht Frau!" Kuckuckmännchen ersehen aus dem ersten Teil der Botschaft, dass da ein Artgenosse sein Revier hat und rechnen deshalb mit einem Rivalen. Die Weibchen dagegen entnehmen dem Ruf den zweiten Teil "Kuckuck sucht Frau" und erkennen so einen möglichen Partner (4).

c) Formen der Vogelstimme und ihre Darstellungsmethodik

Die physikalische Form, der Klangeindruck und die Funktion eines akustischen Signals hängen in mancher Hinsicht zusammen.

1) Funktionelle Grenzen der Vielfalt als formbestimmende Faktoren

Sämtliche Lautäusserungen der Vogelwelt stehen in einem Spannungsfeld zwischen zwei Polen: Auf der einen Seite müssen sie den funktionellen Anforderungen respektive dem Zwang zur Einhaltung

(1): 121 (2): 265 (3): 61 (4): 120

gewisser artkennzeichnender Merkmale gerecht werden. Auf der anderen bieten sich die Vorteile eines möglichst grossen sowie vielseitig differenzierten Informationsgehaltes an. Wie schon angedeutet wird die Form der Rufe vorwiegend durch die Forderung nach akustischer Zweckmässigkeit geprägt. Einzig leise Signale, die auf sehr kurze Entfernung zum Einsatz gelangen, können ohne Rücksicht auf äussere Limiten praktisch jede beliebige Ausbildung erfahren. Laute mit stärker umweltorientierten Funktionen sind meist weitgehend durch einen besonderen Anwendungsbereich geprägt. Im Gegensatz zur Gesangssituation ist hierbei eine die Artgrenzen überschreitende Wirksamkeit der Klangmuster, wie sie sich aus einer solchen Entstehungsgeschichte fast zwangsläufig ergibt, in der Mehrzahl der Fälle nur von Vorteil. (1)

Beispielsweise stimmen die beiden speziellen Ruftypen, welche entweder vor einer Gefahr aus der Luft oder aber vor Bodenfeinden warnen, bei verschiedenen Singvogelarten in ihrer jeweiligen Zweckform auffällig überein und werden auch gegenseitig beachtet (2).

Es erscheint einleuchtend, dass es für einen Vogel, welcher die Entdeckung eines heranfliegenden Raubfeindes weitermeldet, von Vorteil ist, seinen eigenen Standort nicht zu verraten. Nun kommen als Flugfeindrufe allgemein langsam an- und abschwellende hohe, reine und relativ leise Töne zum Einsatz (Abbildung 5 p). Wegen der geringen Lautstärke und ihrer kontinuierlichen Aenderung können diese nur schwer durch die Auswertung des Schalldruck- und Auftreffzeitenunterschiedes zwischen den beiden Ohren lokalisiert werden. Denn der erste Mechanismus spricht einzig bei grosser Lautstärke richtig an, der zweite lediglich bei rasch wechselnden Schallereignissen. In ihrer klanglichen Reinheit weisen diese Rufe zudem kein Geräuschspektrum auf, welches bei unterschiedlicher Auftreffrichtung Aussenohr zu charakteristischen Differenzen im Klangeindruck führen würde. Und schliesslich liefern die Töne wegen ihrer hohen Frequenz und damit kleinen Wellenlänge auf für die Phasendifferenz-Ortung nur wenig Anhaltspunkte.

Da hingegen beim Warnen vor umherstreunenden Bodenfeinden deren Aufenthaltsort leicht feststellbar sein sollte, drängen sich in diesem Fall Laute auf, welche genau die gegenteiligen Eigenschaften besitzen. Solche Warnrufe beginnen beziehungsweise enden bei vielen Singvögeln abrupt, werden häufig wiederholt und haben ein breites Spektrum, das auch tiefe Frequenzen enthält (Abbildung 5 o).

So einleuchtend diese akustischen Ueberlegungen sind, die Experimente mit einer amerikanischen Eulenart scheinen allen Hypothesen Hohn zu sprechen (3). Dieser Nachtraubvogel ist zwar kein direkter Feind der untersuchten Vogelarten, und er wird seine Fähigkeiten wohl vornehmlich zur nächtlichen Orientierungshilfe einsetzen. Aber der Frequenzbereich seines besten Ortungsvermögens stimmt ausgerechnet mit demjenigen der diskutierten Flugfeindrufe (in beiden Fällen 6-9 kHz) exakt überein; und die Lokalisierung reiner Töne bereitet diesen Eulen ebenfalls keine prinzipiellen Schwierigkeiten. Wenn man überdies noch in Rechnung stellt, dass die Singvögel aus der Luft

durch überwiegend optische Jäger, am Boden dagegen durch Raubfeinde mit sehr gutem Gehör bedroht sind, so wird einmal mehr deutlich, wie vorsichtig man die biologische Bedeutung selbst auffälliger physiologischer oder auch morphologischer Gesetzmässigkeiten beurteilen muss.

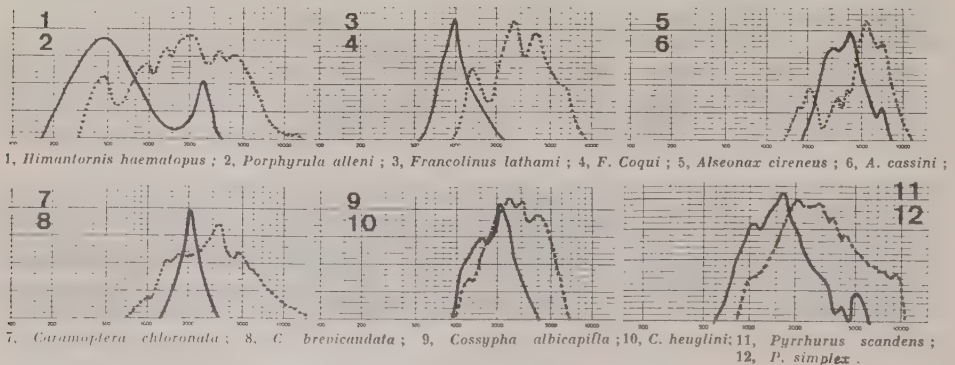
Beim Gesang liegen die formalen Anforderungen völlig anders. Funktionell ist neben der Häufigkeit des Vortrages an qualitativen Merkmalen primär nur eine ausreichende Lautstärke und eine gute oder vereinzelt auch schlechte Lokalisierbarkeit des Sängers von Bedeutung (1). Zwar macht die Notwendigkeit der Artunterscheidung eine gewisse rituelle Stilisierung der emotionalen Kommunikation erforderlich. Trotzdem kann das Gesangsverhalten über eine besonders reiche Palette von Ausdrucksformen verfügen.

Deutliche harmonische Spektren sind unter den Singvögeln nur noch in den Strophen von mehr oder weniger typischen Koloniebrütern verbreitet. Im übrigen treten allgemein die reinen Tonanteile in den Territorialgesängen hervor. Dass eine weite Tragfähigkeit der Motive ein entscheidendes Selektionskriterium darstellt, lässt sich aus mehreren Untersuchungen an Vögeln des tropischen Regenwaldgürtels ersehen:

Wo nämlich von nahe verwandten Arten einige in der Savanne und andere im Dschungel leben, liegt der Gesangsschwerpunkt der Waldtiere praktisch immer im Bereich der reineren Töne (schmale Bandbreite!) und bei beträchtlich tieferen Frequenzen, als derjenige der breiteren Spektren ihrer Kollegen im offenen Gelände (Abbildung 2). Akustische Messungen weisen nach, dass der tropische Regenwald infolge der Dichte der Vegetation für Frequenzen über etwa 1500 Hertz kaum mehr durchlässig ist. Damit ein Ton nun nicht überwiegend zurückgeworfen wird, muss seine Wellenlänge merklich grösser sein als der mittlere Durchmesser der reflektierenden Hindernisse im Unterholz (2).

(1): 222 (2): 32, 86, 164

Abbildung 2: GESANGSFREQUENZEN UND LEBENSRAUM. Gestrichelte Linien = Tonhöhenumfang der Gesänge von Savannenbewohnern, ausgezogen = Frequenzspektren von nahe verwandten Arten des Regenwaldes. (aus CHAPPUIS 1971)



Die Bewohner flacher Landstriche können durch die Darbietung eines Fluggesanges der Bodendämpfung der hohen Lagen ausweichen. Immer aber bewirkt die Elastizität der Luft, dass ein Ton von 10 000 Schwingungen pro Sekunde je nach herrschender Wärmeströmung und Luftfeuchtigkeit nur etwa halb so weit gelangt wie ein gleich lauter von 200 Hertz (1).

Dass solche physikalischen und vielleicht auch noch ganz andere nervenphysiologische Gesetzmässigkeiten Jungvögel vor Feinden zu schützen vermögen, legen folgende Beobachtungen nahe:

Werden verschiedenen Bodenräubern Rufmuster von erwachsenen Individuen und Nestlingen derselben Art mit gleicher Lautstärke vorgespielt, so richten die Raubtiere ihre Aufmerksamkeit vorwiegend auf die Stimme der adulten Vögel (2).

Wie sich die auffällige Erscheinung deuten lässt, dass artgleiche Bewohner nördlicher Breiten trotz grösseren Durchschnittswerten bezüglich Körpergewicht und Territorien stets höher singen als ihre südlichen Brüder, ist noch unklar (3).

Einem Jungvogel stehen im Laufe des Lernprozesses für die Ausgestaltung seiner Gesangsmuster bei all den vielen besprochenen und noch zu erläuternden Einschränkungen doch relativ viele schöpferische Freiräume offen. Zweifellos mehr als bei der Entwicklung anderer Verhaltensweisen, die durch ihr direktes Rückkoppelungsverhältnis zur Umwelt nur eine geringe Abweichung vom allerzweckmässigsten Reaktionsschema zulassen (4). Dennoch braucht man die Schmuckformen der Vogelgesänge nicht als Luxusbildungen anzusehen. Sie ermöglichen nämlich unter Umständen eine besonders fein nuancierte stimmungsmässige Kommunikation (5). Auch ist eine gewisse formale Vielfalt notwendig, damit Reviernachbarn ihre Rivalen als solche ausmachen und nach Gehör persönlich kennenlernen können. Noch in einer weiteren Hinsicht dürfte eine grosse Variabilität der Motive von Vorteil sein. Es lässt sich beobachten, dass die Singvögel bei einer gleichförmig monotonen Strophenfolge im Gesangsablauf recht viele Pausen einschalten. Ein abwechslungsreiches Repertoire wird dagegen mit bedeutend mehr Kontinuität dargeboten (6). Dabei scheint eine gesteigerte Häufigkeit der Lautäusserungen einer geringeren Länge der einzelnen Vorträge kompensieren zu können (7).

2) Die Darstellung der Vogelstimme

Es leuchtet unmittelbar ein, dass es schwer fallen muss, die Qualität eines Vogelrufes oder gar Gesanges in Worten zu beschreiben. Seit Jahrhunderten hat man deshalb nach Methoden gesucht, die eine graphische Fixierung von Schallereignissen ermöglichen. Auch heute im Zeitalter hochentwickelter Tonträger wie Schallplatte und Magnetband ist man zur Veranschaulichung und zum Studium eines Klanggeschehens noch in vielen Fällen auf reproduzierbare optische Darstellungsmöglichkeiten angewiesen.

(1): 133 (2): 22 (3): 31 (4): 176 (5): 126 (6): 94 (7): 53

Die älteste solche Methode ist wohl die Onomatopöie, das heisst die Zusammenstellung einer Wortkombination, welche die ungefähren Tonhöhenunterschiede und den rhythmischen Verlauf des Gehörten nachzubilden versucht. Zum Beispiel kann man den Frühlingsruf einer Kohlmeise in etwa mit "Zyt isch do" umschreiben. Auch Eigennamen wie Uhu, Beo, Zilpzalp und Kuckuck, sowie die phonetischen Silbenfolgen (z. B. "kiwitt", "err", "tschukk" etc.), die als Bestimmungshilfe in vielen Handbüchern der Feldornithologen aufgeführt werden, sind solche lautmalerischen Wortschöpfungen.

Oder man hat versucht, den Gesang der Vögel in klassischer musikalischer Notierung wiederzugeben. Nun sind auf diese Weise aber gerade die für den Vogelgesang so typischen ausserhalb des musikalischen Notensystems liegenden höchsten Tonbereiche, die ausgeprägten Modulationen, Spektren und Geräuschkomponenten, die kontinuierlichen Klangverschiebungen, sowie der verzwickte zeitliche Aufbau kaum zu erfassen. Zudem ist es die ursprüngliche Funktion des Notenbildes, jemandem, der mit den Eigenheiten einer bestimmten Instrumentierung bereits weitgehend vertraut ist, eine Vorstellung vom Klang einer neuen Komposition zu vermitteln; ganz im Gegensatz zur Situation des Naturfreundes, dem die Notation meist eine völlig unbekannte, komplexe Vogelstimme nahebringen soll. (1)

In den letzten Jahren hat sich nun neben dem fotografierten oder direkt ausgedruckten Oszillogramm und dem durch eine Fourier-Analyse ermittelten Spektrum das anhand eines Tonfrequenzspektrographen gewonnene sogenannte "Sonagramm" wegen seiner besonders guten Anschaulichkeit allgemein durchgesetzt. Bei dieser Darstellungsweise wird das Frequenzspektrum in der Vertikalen gegen eine horizontale Zeitachse aufgetragen. Die Lautstärke kann ganz grob nach der Intensität der Schwärzung abgeschätzt werden. Den besten Eindruck von einem Schallereignis erhält man nach THORPE (2), wenn man gegenüber der Darstellung des Sonagramms dessen Senkrechte auf die doppelte Länge dehnt und logarithmisch einteilt, während man die Zeitskala in ihrer Länge halbiert.

Durch eine Schaltungsänderung am Gerät kann das Spektrum gegen die Lautstärke zu irgend einem bestimmten Zeitpunkt wiedergegeben werden. Infolge physikalischer Gesetzmässigkeiten (Unschärfebeziehung) kann der Apparat nicht gleichzeitig ein genaues Abbild des zeitlichen Geschehens und exakte Angaben über die Tonhöhen liefern. Es stehen dem Forscher deshalb zwei Einstellungen zur Wahl: eine schmalbandige, welche die Frequenz auf 45 Schwingungen pro Sekunde genau aufzeichnet, dafür aber nur Abläufe bis zu 25 Tausendstelsekunden auflöst, und eine breitbandige, die Ereignisse ab 3 Millisekunden Dauer mit einer frequenzmässigen Genauigkeit von 300 Hertz sichtbar macht. (3)

Wir müssen uns in der Folge also bewusst bleiben, dass einerseits selbst diese moderne Darstellungsmethode gewisse systemische Mängel aufweist. Andererseits stimmt aber auch unser eige-

Abbildung 3: GESANGSENTWICKLUNG DER AMSEL. Zwei Motive aus dem Territorialgesang einer Amsel (oben) im Vergleich zu zwei typischen Silben aus einem Jugendgesang (unten).
(aus ARMSTRONG 1963)

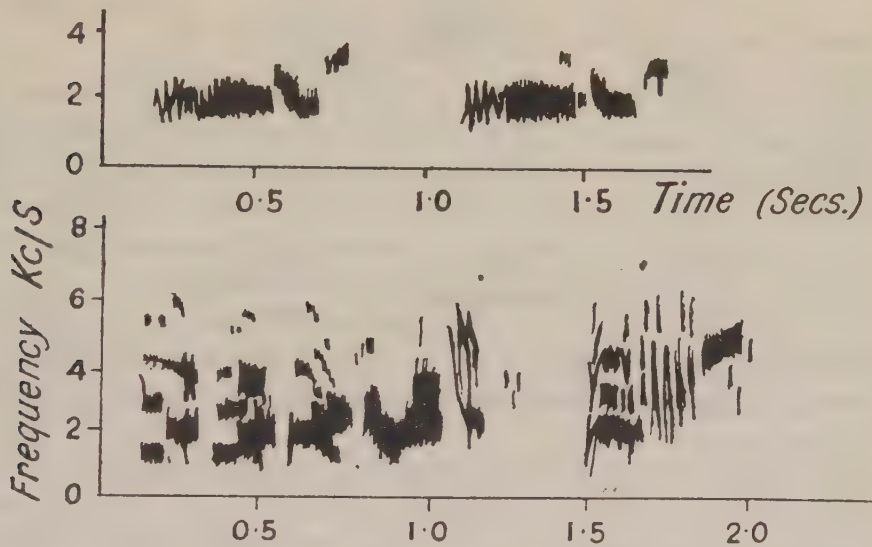
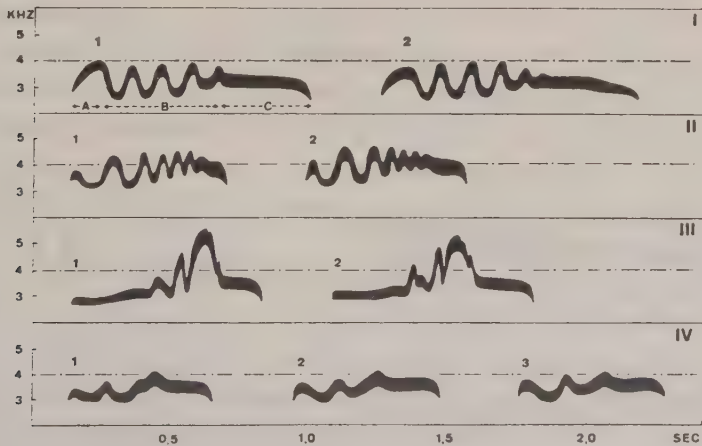


Abbildung 4: VIER WASSERRUFSEQUENZEN VON TORDALKENKUEKEN
(aus INGOLD 1973)



ner Tonhöhereindruck infolge von Unzulänglichkeiten unseres Hörsinnes nicht direkt mit der physikalischen Frequenzverteilung überein. Er ist unter anderem in einem gewissen Umfang von der Lautstärke oder dem Klang eines Schallereignisses abhängig.

3) Das sonographische Bild der Lauttypen

Eine Anzahl von konkreten Beispielen soll nun einen Eindruck von der unglaublichen Vielfalt der Vogellaute vermitteln und gleichzeitig die sonographische Darstellung solcher Klanggebilde vorführen. Die Abbildung 5 gibt eine Zusammenstellung von schematisierten Sonagrammausschnitten einiger Rufe und Gesangspassagen. Entlang der Frequenzskala sind im ersten Diagramm die Stammtöne C der höheren musikalischen Oktaven eingetragen, zur Veranschaulichung des Effektes der in den Originalsonagrammen gebräuchlichen linearen Tonhöhenauflösung.

Eine einfache Lautäusserung von der Art eines reinen Pfeiftons wird als gleichmässiges und relativ schmales Band aufgezeichnet (a, m, p). Schwankt dabei die Lautstärke, so nimmt das Bild ungefähr den Aspekt einer Perlenkette an (b) oder einer Serie von Klecksen im Falle eines regelrechten Trillers (d).

Frequenzänderungen führen zu einer Girlandenform von länger gehaltenen Passagen (k + Abbildung 4) oder zu aufwärts- beziehungsweise abwärtsziehenden Schnörkeln, wie sie beispielsweise an beiden Enden der Laute eines sehr jungen Tordalkenkükens sichtbar sind (i).

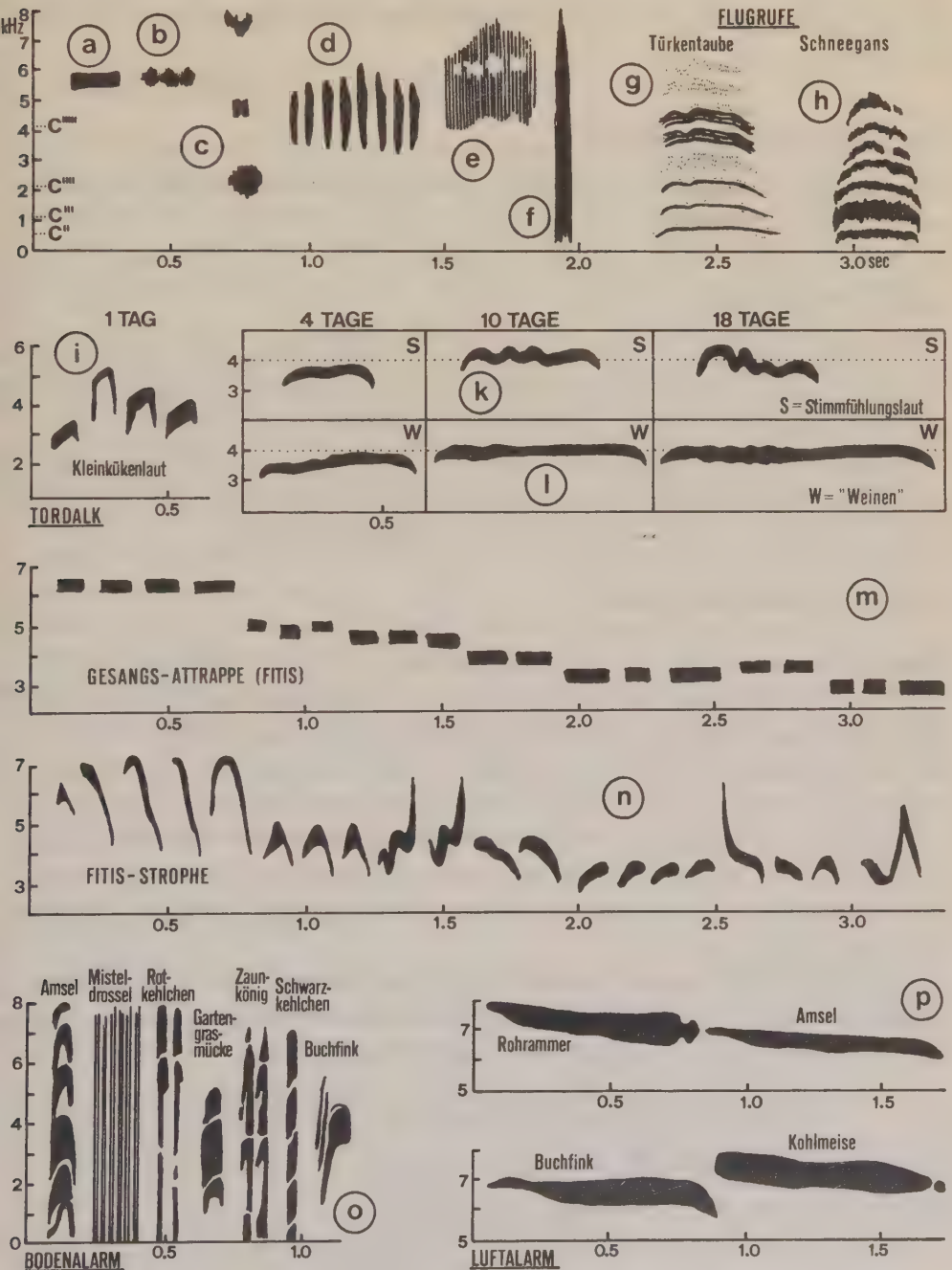
Eine Note von ansprechendem Klang aus dem Gesang der Nachtigall weist ein deutliches harmonisches Spektrum mit zwei Obertonbanden auf (c). Einen ähnlichen Aufbau zeigt der Bodenalarmlaut der Gartengrasmücke in (o). Die Spektren der entsprechenden Laute der Amsel und des Schwarzkehlchens sind noch bedeutend reicher an solchen Teiltönen oder sogenannten Harmonischen, ein Bild, das in (g) und (h) extreme Ausmasse annimmt. Diese Aufzeichnungen von Flugrufen einer Türkentaube (g) und einer Schneegans (h) sollen eine Vorstellung vermitteln vom Grundschema der häufigsten akustischen Signale in einfacher organisierten Vogelordnungen.

Eigentliche Geräusche zeichnen sich wegen ihres dominierenden aber nicht harmonisch differenzierten Obertongehaltes durch eine kaum strukturierte, starke Ausdehnung der Schwärzung in der Vertikalen aus. Ein Zischen tritt als graues Feld (e), ein kurzes sowie rauhes Krächzen als steile Spitze (f) und jeder einzelne Ticklaut der Misteldrossel als feine senkrechte Linie (unter o) in Erscheinung.

Eine vollständige Strophe eines wenig komplizierten Singvogelgesanges gibt das Sonagramm (n) wieder.

Eine Besonderheit des Vogelstimmorgans ist es, dass dieses grundsätzlich mehrere von einander unabhängige Töne gleichzeitig zu produzieren und zu modulieren vermag, worauf gegen Ende der Arbeit (IV/B/a) näher eingegangen wird. Dort finden sich - wie auch im übrigen Text verstreut - noch weitere Sonagramme, namentlich von Strophenabschnitten einiger Singvögel.

Abbildung 5: SONAGRAMME VON VOGELLAUTEN (a, c, d, e, f, o, p nach THORPE 1961, g aus GUERTLER 1973, h nach SUTHERLAND 1965, i, k, l nach INGOLD 1973, m, n nach HELB)



B) DIE ENTWICKLUNG UND PERIODIZITÄT DER LAUTÄUSSERUNGEN

Der Lebenszyklus, der Jahres- und der Tagesrhythmus finden auch im Stimmverhalten der Vögel ihren Ausdruck.

a) Die Entwicklung der Rufe

Die Ausbildung der Rufe ist praktisch gänzlich angeboren und geht derjenigen eines Gesanges voraus.

1) Die embryonale Stimme

In der Embryonalentwicklung eilt die Ausbildung des Stimmorgans vielen anderen Organkomplexen deutlich voraus (vgl. III/B). Schon im Ei beginnen vor allem die Küken von Nestflüchtern nicht nur zu hören, sondern auch zu piepsen und klickartige Laute von sich zu geben. Diese Aktivitäten scheinen mitzuhelfen, den Zeitpunkt des Schlüpfens innerhalb eines Geleges zu koordinieren (1). Das Stimmorgan ist bei Entenjungens nachweislich bereits nach $\frac{3}{4}$ der Brutzeit funktionstüchtig. Beim Schlüpfen werden schon mehrere unterschiedliche Rufe beherrscht (2).

2) Die weitere Entwicklung der Rufe

Das ganze Rufinventar geht in der Regel - und allgemein ziemlich kontinuierlich - aus wenigen Grundformen von Kükenlauten hervor (3). Die Sonagramme in Abbildung 5 zeigen die Entwicklungsschritte des Stimmföhlungslautes (k) und des sogenannten Weinens (l) bei Tordalkenjungens ausgehend vom Kleinkükenlaut (i) während den ersten zweieinhalb Lebenswochen.

Der Grossteil der Rufmuster ist genetisch vollständig festgelegt und wird deshalb auch von tauben Tieren korrekt entwickelt. Einige zu den Rufen gehörende Reaktionsweisen sind ebenfalls ererbt (4). So verbergen sich frisch geschlüpfte Hühnervögel beim ersten Warnruf ihrer Eltern spontan im Gras (5). Kompliziertere Verhaltensweisen sind dagegen gewöhnlich das Produkt eines längeren Lernprozesses.

Wenig evoluierte Vogelordnungen zeichnen sich dadurch aus, dass nahezu alle ihre meist wenig komplexen Lautäusserungen angeboren sind (6). Mit der Ausbildung des arttypischen Rufbestandes ist die Stimmentwicklung bei ihnen im grossen und ganzen abgeschlossen.

b) Die Gesangsentwicklung

Viele Wege führen zu einem arttypischen Gesangsverhalten.

1) Allgemeine Uebersicht über den Entwicklungsgang

Gegen die stammesgeschichtlich am höchsten eingestuften Vogelordnungen hin läuft die Stimmentwicklung über das Niveau der Rufe hinaus weiter. Im besonderen bei den eigentlichen Singvögeln, die etwa die Hälfte der heute lebenden Arten ausmachen (1). Schon nach wenigen Wochen beginnen hier die jungen Männchen aus einem Konglomerat von Rufen und gewissen Gesangsfragmenten einen eigenständigen Gesang zu entwickeln, der typischerweise kaum noch Rufelemente enthält (2).

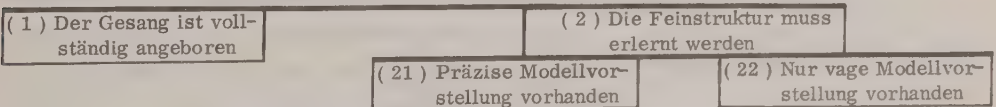
Man kann sich vorstellen, dass der ganze Prozess - dort wo er erbmässig nicht völlig vorausbestimmt ist - grundsätzlich nach einer Art Lernprogramm vor sich geht. Schon die Praxis der einfachsten Lautäusserungen bewerkstelligt dabei den Brückenschlag zwischen dem gehörten akustischen Ereignis und dem Verlauf der inneren Steuervorgänge. Tatsächlich lernen bei allen Singvögeln getübte Tiere bedeutend schlechter und weniger als isoliert gehaltene hörfähige. Aufbauend auf diesen fundamentalen Erfahrungen wird weiterhin unablässig die Kontrolle des Stimmorgans und Atemrhythmus eingeübt, so dass in der Folge eine immer raschere Bewältigung des umfangreichen Repertoires sichergestellt ist. (3)

Schliesslich prägt sich in jedem Fall ein präzis strukturiertes weitgehend voraussagbares Gesangsbild aus. Hat sich dieses einmal eingestellt, so ist die angeborene oder erfahrungsbedingte Modellvorstellung (Auslösemechanismus, engl. template) bereits überwiegend in ein ausgestaltetes motorisches Muster übergegangen. Der Gesang bleibt dann in seinen Grundzügen relativ unabhängig von der gehörmässigen und wohl auch körperinternen (proprioceptiven) Rückkoppelung zu- meist während Jahren stabil (4). Nur relativ wenige Vogelarten zeigen zeitlebens ein flexibles Repertoire (5).

2) Typen der Gesangsentwicklung

Die Gesangsentwicklung kann auch bei nahe verwandten Arten nach ganz verschiedenen Mustern ablaufen (6). In der Tabelle 2 sind die extremen Situationen, zwischen denen alle Uebergänge beobachtet werden, schematisch zusammengestellt.

TABELLE 2: Die wichtigsten Kategorien der Gesangsentwicklung bei den Singvögeln



(1): 92, 111, 142 (2): 84 (3): 181 (4): 43, 176 (5): 126 (6): 15

zu (1): Auf der einen Seite gibt es auch unter den Singvögeln zahlreiche Arten, bei denen das ganze oft sehr komplizierte Repertoire und viele dazugehörnde Reaktions- und Erkennungsmechanismen angeboren sind (1). So vermögen manche Grasmücken, Kanarienvogelrassen wie auch die amerikanische Singammer ganz auf sich allein gestellt mit einigen Wochen Uebung den vollständigen Gesang zu entwickeln (2). Im Gegensatz zu den Hühnern oder Tauben muss allerdings während dieser Lernzeit ihr Gehör intakt bleiben.

zu (21): Die Jungvögel scheinen bei einer Reihe von Arten bezüglich Länge, Gliederung, Tonhöhenbereich und Variantenzahl eine sehr genaue Vorstellung von dem zu besitzen, was es zu erlernen gilt. Selbst in einer Volière mit Hunderten von Sängern verschiedenster Arten pflegen sie auch ohne eine direkte Beziehung zu Artgenossen doch nur deren Gesangsformen zu kopieren (3). Und dies, obwohl sie selber solche Muster paradoxerweise aus eigenen Stücken niemals korrekt hervorbringen könnten (4).

In jedem Fall erweisen sich die artkennzeichnenden Merkmale des Gesanges gegenüber den für die Individualerkennung wichtigen Teilen als genetisch stärker festgelegt (5).

zu (22): Viele Singvögel verfügen nur über eine sehr grobe ererbte Modellvorstellung von ihrem typischen Gesang. Sie sind deshalb zur Ausbildung eines vollständigen Gesangsverhaltens prinzipiell auf akustischen Kontakt mit erwachsenen singenden Artgenossen angewiesen. Bei zahlreichen Arten mit länger dauernder Paarbildung (Gimpel) übernehmen die Jungen blindlings den Gesang des Vaters (6); oder bei Brutparasiten auch das Vokabular beider Pflegeeltern (7), was bei den Witwenvögeln zur Abspaltung spezialisierter Rassen führen kann (8). Die Laute von anderen Vögeln, zu denen keine starke emotionale Bindung besteht, bleiben dagegen selbst dann unbeachtet, wenn es sich dabei um diejenigen von Artgenossen handelt. Eine solche Lerntradition ist unter natürlichen Bedingungen gewöhnlich so wirksam, dass sich der typische Sprachschatz einer Art über mehrere Jahrhunderte oder gar viele Jahrtausende kaum verändert (9).

3) Der eigentliche Lernvorgang

Die kritische Phase, während der ein Heranwachsender bestimmte Eigenheiten des Gesanges seiner Artgenossen hören muss, ist von den übrigen Prägungsmechanismen unabhängig (10); nicht aber vom allgemeinen, vor allem hormonalen respektive zentralnervösen Entwicklungsstand. Je nach Vogelart kann sie irgend einen bestimmten Zeitraum mit oft mehreren Maxima sowie Unterbrüchen zwischen dem Schlüpfen und der endgültigen Ausbildung des Gesangsverhaltens umfassen. Und zwar unabhängig davon, ob der Jungvogel zur Zeit der Uebernahme des Musters selbst praktizierender Sänger ist oder nicht. So beginnen viele Nestlinge schon im Alter von wenigen Tagen, also lange bevor sie zu singen vermögen, ihre angeborene Modellvorstellung entsprechend den Hörerfahrungen mit Altvögeln auszubauen und zu verfeinern. Ist diese Möglichkeit

(1): 195 (2): 55, 157 (3): 8 (4): 222 (5): 53, 205 (6): 173 (7): 84, 175 (8): 174
(9): 227, 230, 231 (10): 102

in einem Aufzuchtversuch nicht gegeben, so wird in einer grösseren Gruppe von Gleichaltrigen oft immer noch bedeutend mehr vom arttypischen Gesang verwirklicht, als wenn die Jungvögel einzeln isoliert aufwachsen (1). Entweder weil den Begabtesten nachgeeifert wird; oder aber weil die artikulierten Modellvorstellungen aller Gruppenmitglieder zusammengenommen sehr viel mehr Information über das zu verwirklichende Gesangsschema vermitteln als das Erbgut eines Einzelvogels.

Im Freileben fällt die vollständige Beherrschung der Motive ungefähr mit der endgültigen Lösung der Elternbindung zusammen.

BERGMANN (1973) schlägt zur Erklärung der beobachteten Tatbestände folgendes Modell vor: Bei Vögeln, die auch in getäubtem Zustand alle Lautmuster korrekt entwickeln, sind letztere als Erbkoordinationen von Anfang an vollständig im motorischen Koordinationszentrum festgelegt. Bei den meisten Singvögeln ist dagegen eine mehr oder weniger umfassende Modellvorstellung als angeborener Auslösemechanismus in einem sensorischen Speicher verankert. Sie muss - eventuell mit zusätzlicher empirischer Information angereichert - durch einen via Gehörrückkoppelung überwachten Lernvorgang im Laufe der kritischen Phase erst noch ins motorische Zentrum überschrieben werden. Da durch diesen Auslösemechanismus die Muster gleichermassen selektioniert, gespeichert und an die Motorik weiterübermittelt werden, reagiert ein Vogel zwangsläufig auf die ins Repertoire aufgenommenen Signale auch besonders gut.

Das Singenlernen ist ein Prozess, welcher durch eine emotionell anregende - also beispielsweise akustisch stimulierende - Atmosphäre zwar gefördert wird. Er scheint dem Schüler aber an sich schon soviel Spass zu machen, dass keinerlei Anerkennung oder Erfolg bei seiner sozialen Umwelt notwendig sind, um ihn in seinem Vorhaben zu bestärken und zu ermuntern (2). Manche der erwähnten Tatsachen verbieten eine Erklärung des Lernvorganges mit den klassischen 'Conditioning'-Modellen (3). Es lassen sich dafür einige Parallelen zum Spielverhalten von Jungtieren erkennen. So werden die Lernversuche ebenfalls schrittweise in Situationen mit wenig emotionalem Druck aufgenommen. Sie sind auf eine bestimmte Entwicklungsphase konzentriert und enthalten Elemente, welche später funktionelle Bedeutung erlangen. Sie zeichnen sich weiter durch imitative sowie einübende Elemente aus, wirken als Energieventil und weisen eine sexuelle Grundlage auf (4).

(1): 150

(2): 152, 153, 176, 215, 216, 217, 234

(3): 238

(4): 8

c) Periodische Erscheinungen und Gesangsgeschehen

Auf jeder Ebene des Gesangsverhaltens lassen sich zyklische Vorgänge beobachten.

1) Die zeitliche Abfolge der Gesangsformen

Durch Hormoninjektionen können im Experiment frühreife Sänger oder gar unnatürlicherweise singende Weibchen herangezogen werden. Das ganze Gesangsgeschehen und namentlich sein Entwicklungsprozess sind nämlich sehr stark von der - im Normalfall durch die Tageslänge sowie andere Umweltfaktoren gesteuerten - hormonalen Situation des Tieres abhängig. Unter dem Einfluss des alljährlichen steilen Anstiegs des Testosteron-Spiegels in den Frühlingsmonaten macht nun aber erstaunlicherweise auch der erwachsene, ja selbst der taube Vogel immer wieder eine Art Lernphase durch. Es kommt dabei zu einem scheinbaren Rückfall in den Jugendgesang, der in solchen Fällen gelegentlich als Wintergesang (engl. rehearsed song) bezeichnet wird. Am Ende dieser Periode lassen sich aber bei vielen Vogelarten nur unbedeutende oder eventuell überhaupt keine Veränderungen im Gesangsrepertoire nachweisen.

Der Jugendgesang (engl. subsong) wird gewöhnlich nicht von einer erhöhten Warte aus und oft kaum vernehmbar mit geschlossenem Schnabel dargeboten. Er zeichnet sich weiter durch seine nur angedeutete, unregelmässige Gliederung sowie einen breiten, schwankenden Frequenzbereich und zahlreiche harmonische Spektren aus (1). Wie sich in der sozial noch fast immer funktionslosen plastischen Phase (engl. plastic song) des Jugendgesanges einer Amsel das endgültige, kürzere, präzisere und kompaktere Muster des eigentlichen Motivgesangs (engl. full oder primary song) zum Zeitpunkt der Kristallisation (engl. song crystallization) aus den unbestimmteren Jugendmotiven herauschält, ist sehr schön anhand der Gegenüberstellung in der Abbildung 3 auf Seite 23 zu erkennen. Dieser Vorgang vollzieht sich zwar beim einjährigen Vogel Männchen zum ersten Mal und in besonders ausgeprägter Form. Er spielt sich aber während den ersten Frühlingswochen grundsätzlich jedes Jahr von neuem in vergleichbarer Weise ab.

2) Quantitative Schwankungen der Gesangsaktivität

Der eben beschriebene Jahresrhythmus ist bei weitem nicht die einzige periodische Gesetzmässigkeit, die sich im Gesangsgeschehen beobachten lässt. So wechselt die allgemeine Gesangsaktivität quantitativ und auch qualitativ im Verlaufe von Jahr und Tag. Und zwar in beiden Fällen meistens so, dass zu Beginn, also bei der Revierbelegung im Frühjahr und beim Morgengrauen - hier typischerweise vor allem von den Insektenfressern - öfters und ausdauernder laut gesungen wird als gegen das Ende hin. Seltener tritt ein zweites Maximum im Sommer, am Schluss der Brutpe-

riode beim Ausfliegen der Jungen, oder im Herbst beim Anbruch der Zugruhe und innerhalb des Tagesrhythmus während der Abenddämmerung auf. Zur Zeit der Mauser und im Laufe der Nacht sind praktisch alle Vögel still. Hemmenden Einfluss übt allgemein schlechtes Wetter aus, wogegen eine extreme Umgebung wie Dickicht und Steppe beziehungsweise eine aussergewöhnliche Reviergrösse oder gesteigerte Emotionalität die Gesangsaktivität stimulieren. (1)

3) Die periodische Motivabfolge der Gesänge

Innerhalb der einzelnen Gesänge lassen sich ebenfalls Gesetzmässigkeiten in der Häufigkeit sowie zeitlichen Abfolge der einzelnen Elemente feststellen. Da gibt es Vogelarten, deren Vertreter das ganze Leben lang den gleichen stereotypen Gesang - eben ihren 'Schlag' - repetieren. Oder solche wie die Nachtigall, welche ihre zahlreichen Strophen anscheinend völlig wahllos zu einer bunten Kette zusammenhängen. Bei vielen anderen Arten singt ein Vogel dagegen selbst im Spontangesang nur scheinbar ohne Regel. Er bevorzugt bei genauerem Hinhören bestimmte Lieblingsstrophen, Verteilungsmuster, Reihenfolgen oder Kombinationen meist strukturverwandter Einheiten, was auch eine exakte statistische Auswertung seines Vortrages bestätigt. (2)

Man hat versucht, den Mechanismus des Strophenwechsels durch eine ganze Anzahl einander konkurrenzierender Prinzipien zu erklären. Beispielsweise durch das Wechselspiel einer Tendenz zur Vermeidung von Wiederholungen, die Monotonie zu verhindern sucht, und einer Gegentendenz, etwa weil dem Vogel das Singen häufig vorgetragener Strophen besonders leicht fallen dürfte. Oder man stellt sich vor, dass die verschiedenen Strophen eine unterschiedliche emotionale Disposition aufweisen könnten. Bis heute vermögen alle Hypothesen jedoch nicht recht zu überzeugen. (3)

(1): 8, 53

(2): 103, 243, 246

(3): 142

III) ANATOMISCH - ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE BETRACHTUNG

Ohne eine genaue Kenntnis der Feinstruktur des Vogelstimmorgans in der ganzen Vielfalt seiner Ausbildungsformen sowie seiner Abhängigkeit vom übrigen Atemsystem, der Nervenversorgung und dem Entwicklungsgrad, lassen sich keine korrekten Aussagen über die Funktionsweise machen.

A) DAS ADULTE STIMMORGAN

Die für die Physiologie wichtigen strukturellen Einheiten lassen sich beim erwachsenen Tier am besten beobachten.

a) Eine Uebersicht über die Bauformen

Der Vielfalt der Lautäusserungen steht der Variantenreichtum des Stimmorgans kaum nach.

1) Grundlegende Merkmale

Die Stimmerzeugung ist bei den Vögeln im Gegensatz zu den übrigen Wirbeltierklassen nicht etwa im Larynx, dem oberen Kehlkopf lokalisiert. Sondern sie findet dort statt, wo sich die Luftröhre in die beiden Bronchien aufspaltet, also im sogenannten unteren Kehlkopf oder der Syrinx (vgl. Abbildung 10). Die beiden Funktionen, welche der Kehlkopf der anderen Wirbeltiere gleichermaßen erfüllt, nämlich die Sicherung des Atemvorganges und die Lautgebung, sind hier weitgehend aufgeteilt. Während der Larynx immer noch den reflektorischen Verschluss der Luftröhre gegen Nahrungspartikel, Gewölle und andere Fremdkörper bewerkstelligt, das heisst den respiratorischen Anteil der Funktion beibehält, ist die Tonerzeugung ganz in die Syrinx verlagert. Die Ausbildung dieses Stimmorgans im Bereich der Luftröhrengabelung der Vögel ist durch folgende drei Aspekte geprägt:

Erstens findet eine formale Umwandlung und gewöhnlich Verknöcherung der letzten Tracheal- und ersten Bronchialbogen statt, also die Differenzierung eines eigentlichen Syrinxskelettes.

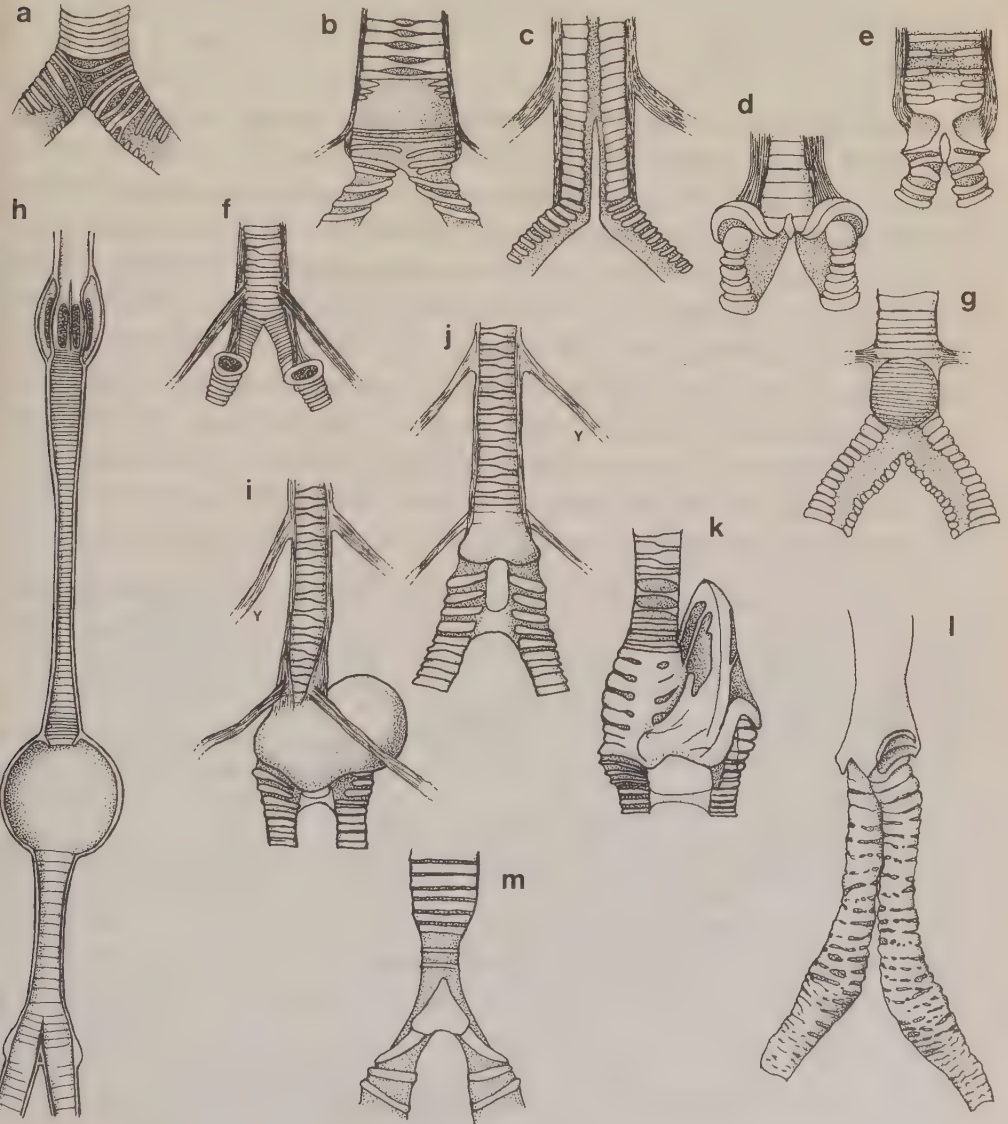
Aus der Zusammenstellung in der Abbildung 6 geht hervor, dass eine eigentliche Syrinxbildung ausnahmsweise auch gänzlich fehlen kann (a) (1). Wo eine solche auftritt, sind für sie allerlei Ausfälle (b) und Aufspaltungen (c) genauso kennzeichnend wie eine in grösserem Umfang stattfindende zusätzliche Bildung, Umformung, Verschiebung oder Verwachsung von Skeletteilen.

Abbildung 6: SAMMELDÄRSTELLUNG VON SYRINXFORMEN

a = Hühnergeier (*Cathartes atratus*), b = Ameisenvogel (*Grallaria guatemalensis*), c = Sporenkuckuck (*Centropus ateralbus*), d = Schnepfe (*Grallinago scolopacina*), e = Haustaube (*Columba dom.*), f = Fettvogel (*Steatornis caripensis*), g = Abdimstorch (*Abdimia sphenorhyncha*), h = Samtente (*Oidemia fusca*), i = Stockerpel (*Anas platyrhynchos*), j = Stockentenweibchen (dito), k = Neuseelandtauchente (*Aythya novaeseelandiae*), l = Singschwan (*Cygnus cygnus*), m = Haushuhn (*Gallus dom.*).

a-e+g dorsaler Aspekt, f+i-m von ventral, h - Blick in ventrale Schnitthälfte; die einzelnen Skizzen sind untereinander nicht massstabgetreu!

a-g nach GADOW+SELENKA, h+l nach RUEPPELL, m nach GROSS.



Zweitens treten schwingfähige Gebilde auf, wie sie zu einer nuancierten Lauterzeugung nötig sind.

Die Veränderungen an den Bogen des Atemtraktes führen allgemein zu ausgedehnten fensterartigen und in der Regel paarig angelegten Bindegewebsflächen zwischen einzelnen Knochenelementen. Diese differenzieren sich meist zu schwingfähigen Membranen von wenigen bis zu einigen Dutzend Mikrometern Dicke. Am häufigsten treten solche Stimmhäute zwischen den ersten paar Bronchienbogen in Erscheinung. Die auf der Innenseite zwischen den Brochienschenkeln gelegenen Membranbezirke pflegt man als *innere*, die grössten der aussen gelegenen Bereiche als *äussere Paukenhäute* zu bezeichnen.

Drittens liegt häufig eine spezielle paarige und nur selten (Abbildung 6 e) leicht asymmetrisch ansetzende Muskulatur mit typischer Nervenversorgung vor.

Ausser bei den Papageien zieht bei fast allen Vögeln ein dünnes Paar von Muskelsträngen (*Musculus tracheo-lateralis*) zu beiden Seiten der Luftröhre von einer oberen Ansatzstelle am Ringknorpel des Larynx bis zum Stimmorgan hinunter (vgl. Abbildung 10). Dort greift es entweder in seiner ganzen Stärke am unteren Ende des Syrinxkorbes an (Abbildung 6 d, e). Oder es spaltet sich schon weiter oben auf und erreicht mit seinem nun *Musculus sterno-trachealis* genannten Zweig das Brustbein (b, c). Dieses Muskelpaar, das gleichermassen zwischen der Schlüsselbeinregion und der Syrinx vermitteln kann (*M. tracheo-clavicularis*), tritt häufig auch als selbständige Einheit auf (f). Bei den Enten und Gänsen ist letzteres zwar durchwegs der Fall; doch als Besonderheit geht bei ihnen aus dem Tracheolateralmuskel trotzdem noch ein Paar von zusätzlich nach aussen ziehenden *Musculi ypsilo-tracheales* hervor (v in i und j).

Neben diesen sogenannten äusseren Syrinxmuskeln hat sich gegen die höher evoluierten Vogelordnungen hin zunehmend noch eine *innere* Muskulatur ausgebildet, bei der sämtliche Insertionsstellen auf die unmittelbare Syrinxregion konzentriert sind. Sie nimmt den übrigen Muskeln Schritt für Schritt die Funktion der Sprachsteuerung ab.

Nach der Anzahl der inneren Muskelpaare geordnet sieht eine Zusammenstellung einiger wichtiger Vogelgruppen wie folgt aus:

Keine inneren Muskeln: Enten, Hühner, Tauben, Afr. Strauss.

1 Paar innere Muskeln: Möven, Reiher, Schnepfen, Wasserhühner, Kiebitze, Eisvögel, Raubvögel, Kuckucke, Spechte.

2 Paar innere Muskeln: Papageien, manche Schreivögel.

3 und mehr Paare: übrige Schreivögel, echte Singvögel.

2) Anatomische Besonderheiten des Atemtraktes

Die Trachea weist in ihrer absoluten wie relativen Länge ein breites Spektrum von extremen Varianten auf. Sie umfasst je nach Art zwischen 30 und 350 mehr (Gänse, Papageien, Singvögel) oder weniger (Tauben, Greifvögel, Hühner, Flachbrustvögel) verknöcherte Stützelemente. Diese sind im Gegensatz zur Situation beim Menschen allseits geschlossen aber in ihrer Form oft stark verzerrt. Wenn die Trachealringe nicht unmittelbar aneinanderstossen, lässt sich die Luftröhre häufig im Verhältnis 2:3 strecken oder zusammenschieben. Wo letzteres zu einer geradlinigen Unterbringung im Vogelkörper noch nicht ausreicht, kommt es zu oft auffälligen Schlingenbildungen (einige Schwäne, Kraniche, Gänse, Strandläufer und besonders Trompetervögel). Nur selten bleibt der Durchmesser der Trachea über die gesamte Länge konstant (Flamingo); jedoch sind auch extreme Trichterformen nicht üblich. Eine mittlere Scheidewand (manche Pinguine), bauchige Aufweitungen (Abbildung 6 h) oder andere meist ans männliche Geschlecht gebundene Aus sackungen treten gleichfalls nur vereinzelt auf. Als Resonanzräume können verschiedene Luftsäcke (Birkhahn) oder die Speiseröhre (Rohrdommel) eingesetzt werden. Die Schallübertragung zur letzteren wird bei vielen Tauben durch eine nach dem Oesophag hin besonders weich ausgebildete oder gar mit Membranfenstern durchsetzte Trachealwand erleichtert (Abbildung 6 e).

Die Bronchien sind in einigen Fällen verhältnismässig lang und erreichen bei einem Kolibri der Gattung *Agyrtria* gar $\frac{2}{3}$ der Länge der Luftröhre. Zuweilen werden auch an den Bronchien Aufweitungen beobachtet, doch nehmen letztere einzig bei den Schwänen in Form eines regelrechten Knochenkorbes extreme Ausmasse an (Abbildung 6 l). Bei manchen Vogelarten kompliziert die Ausbildung einer *Syrinx bronchialis* die Bronchienkonfiguration (6 f). Untereinander können die beiden Bronchienschenkel in ihrer Länge ausnahmsweise bis zu einem Verhältnis von 2:3 differieren.

Während die Membranflächen der äusseren Paukenhäute bei den Singvögeln für die Lauterzeugung generell von untergeordneter Bedeutung sind, erreichen sie bei den Gänsen punkto Ausdehnung die inneren Häute. Beim Haushuhn übertreffen die äusseren Membranen die inneren sogar an Fläche (6 m) bis schliesslich bei den Sittichen und Papageien die innere Membran wegfällt, so dass zwischen den äusseren Paukenhäuten eine unpaare Stimmritze gebildet wird (vgl. Abbildung 15 b + c). Beim Klunkeribis verschmelzen die inneren und äusseren Stimmhäute zu einer einzigen schlauchförmigen Membran. Eine solche Bildung reicht unter Einbeziehung von membranös umgebildeten Teilen der Bänder zwischen den Trachealbogen bei einzelnen neuweltlichen Passerinen bis weit in die Luftröhre hinauf ("tracheophone Passeres"). Ähnlich sind auch beim Rebhuhn und dem Heiligen Ibis (Abbildung 15 a) einige Membranen zwischen Trachealringen in den Syrinxbau integriert.

Im Normalfall beschränkt sich der parallel mit den Stimmunterschieden allgemein verbreitete

Geschlechtsdimorphismus auf geringfügige eher quantitative Differenzen zwischen den Stimmstrukturen der Geschlechter. Doch bei den Erpeln der Enten- und Sägervögel stellt die geschlechtsspezifische Labyrinthbildung eines der auffälligsten Phänomene im Syrinxbau überhaupt dar (1). Aus diesem Grund wird im entwicklungsgeschichtlichen Teil speziell auf die Verhältnisse beim Entenembryo eingegangen (Abbildung 12). In der Abbildung 6 sind die beiden Exemplare ausgewachsener männlicher Knochenblasen (i, k) neben ein Beispiel eines unveränderten weiblichen Stimmorgans (j) gezeichnet.

Manch ein Forscher, dem es vergönnt gewesen ist, eine anatomische Besonderheit in der Syrinxregion einer Vogelart zu entdecken, hat in der Folge vorschnell die kühnsten Spekulationen über den möglichen akustischen Einfluss der von ihm entdeckten Struktur angestellt. So hält sich seit Jahrhunderten hartnäckig die Behauptung, die erwähnten Labyrinthwürden die Stimme der Entenmännchen 'verstärken', obwohl faktisch eher das Gegenteil beobachtet wird. Dazu ein wörtliches Zitat aus dem Standardwerk "Die Vögel Mitteleuropas" des berühmten Ornithologenehepaares HEINROTH (1924/28):

"Bei den Erpeln lässt sich ganz im allgemeinen sagen, dass die Stimmstärke im umgekehrten Verhältnis zu der Entwicklung der Schallwerkzeuge steht. ... Sind Erpel und Ente in ihren Stimmwerkzeugen sehr verschieden, so verfügt der Mann gewöhnlich nur über einen ganz bestimmten, absonderlichen Ton, der aber durchaus nicht stark zu sein braucht; er wird häufig nur bei den sogenannten Gesellschaftsspielen oder überhaupt bei der Werbung verwendet. Um ihn hervorzubringen, hat die Natur hier aus Knochen und Bindegewebe eine starre Schallvorrichtung geschaffen, die zum Erzeugen anderer Laute völlig untauglich ist, die Tiere sind also ... zum Teil annähernd stimmlos geworden."

3) Syrinxtypen und Vogelsystematik

Natürlich liegt der Gedanke nahe, ein so formenreiches Gebilde wie die Syrinxregion zur Bestimmung einer Art oder zur Abklärung grösserer verwandtschaftlicher Zusammenhänge heranzuziehen. Leider zeigen aber die Baupläne des Stimmorgans bei den niederen Vogelordnungen auch zwischen nahe verwandten Arten, ja selbst von Individuum zu Individuum starke und unerwartete Differenzen.

Ausser im Falle der Knochenblasen bei den Entenmännchen hat darum nie ein anderes Kriterium als die Ausbildung der Muskulatur für systematische Abgrenzungen Bedeutung erlangt. Im Gegensatz zu allen übrigen Syrinxstrukturen, die noch während der ganzen Jugendentwicklung Veränderungen (Verwachsung, Verformung, Reduktion etc.) unterworfen sind, erweisen sich die Zahl und die Ansatzstellen der inneren Stimmmuskulatur innerhalb einer Art und teilweise auch Ordnung als ausserordentlich stabil. Vom Moment des Auftretens dieser Muskeln in der Mitte der Embryonalzeit an lassen sich kaum je qualitative Veränderungen in ihrem Bestand feststellen. Die

moderne Systematik der höheren Vogelordnungen stützt sich deshalb weitgehend auf solche Merkmale ab.

Ein erster Versuch zur Einteilung grösserer Formenkreise nach dem genauen Ort der Stimmbildung in der Syrinxregion ist um die Mitte des letzten Jahrhunderts unternommen worden (1). Drei Kategorien werden benannt: eine *Syrinx bronchialis* (bronchiophone Aves), eine schwierig abzugrenzende *Syrinx trachealis* (tracheophone Aves) und die *Syrinx bronchotrachealis*, welche den weitaus häufigsten Fall darstellt. Dabei wird berücksichtigt, wie stark die verschiedenen, nach der damaligen Auffassung schwingfähigen Anteile der Syrinx im Verhältnis zueinander ausgebildet sind. Solche Unterscheidungskriterien, die dereinst im Hinblick auf eine bessere Abgrenzung der Singvogelverwandtschaft aufgestellt worden sind, haben heute lediglich historische Bedeutung.

Wichtiger ist ein Einteilungsprinzip, das in seinen Ansätzen auf die selbe Zeit zurückgeht, sich aber an den Ansatzstellen der Stimmuskeln orientiert. So wird vereinfachend ein mesomyodianer (oligomyoder) Syrinxtyp, bei dem die Insertionen der wenigen inneren Muskelpaare ungefähr in der Mitte der Bronchialbogen liegen (Schreivögel = Clamatores), vom acromyodianen (polymyoden) Typ abgetrennt, bei welchem die zahlreicher vorhandenen Muskeln mehrheitlich gegen die Bogenenden hin angreifen (echte Singvögel = Oscines). Auch dieses Aufgliederungsverfahren ist derzeit nur noch in modifizierter Form gültig. (2)

b) Der Aufbau der Singvogelsyrinx

Das Stimmorgan des Singvogels besitzt die zahlreichsten Strukturen in einer relativ einheitlichen Ausbildung und eignet sich darum gut für das Studium anatomischer Details.

1) Das Syrinxskelett

Die Singvogelsyrinx setzt sich im allgemeinen aus den untersten 3-4 Luftröhren- und etwa ebensovielen daran anschliessenden Bronchialbogen zusammen. Um die einzelnen Elemente zu bezeichnen, pflegt man die letzten Bogen der Trachea gegen das Kopfende hin und diejenigen der Bronchien in der umgekehrten Richtung, also immer bei der Gabelungsstelle beginnend, fortlaufend zu nummerieren, wie aus der Abbildung 7 zu ersehen ist. Der Ort der trachealen Aufspaltung kann nun aber bezüglich der übrigen Strukturen oft beträchtlich variieren (vgl. Abbildung 6 c). Man ist deshalb in neuester Zeit dazu übergegangen, namentlich bei den Singvögeln die im Querschnitt flacheren, stärker verknöcherten Bogen stets als Teile der Luftröhre (A-Elemente) aufzufassen. Die massiveren aber weniger zähen Bogen (B-Elemente) rechnet man dagegen den Bronchien zu (2).

Die untersten Trachealbogen bilden die dorsal (rückwärtig) und ventral (vorderseitig) an den Muskelansatzstellen leicht verdickte Trommel der Syrinx. Sie ist bei adulten Tieren sowohl verwachsen, wie auch massiv verknöchert. Deshalb scheint sie ausser etwa an den dorsolateralen Auswölbungen aus einer einzigen Skeletteinheit zu bestehen. Sämtliche übrigen Bogen der Luftröhre sind fast ausnahmslos als runde, satt aneinandergerückte Ringe ausgebildet sowie mit Ausnahme einer unscheinbaren Markhöhle ebenfalls von knöcherner Struktur. Seitlich können sie manchmal etwas verbreitert sein und sich dort zuweilen auch - oft alternierend - überlappen. Der unterste Trachealbogen der Syrinx weist ausser bei den Lerchen bei allen echten Singvögeln zwischen seinem dorsalen und ventralen Scheitel eine schmale knöcherne Verbindung auf, den Pessulus

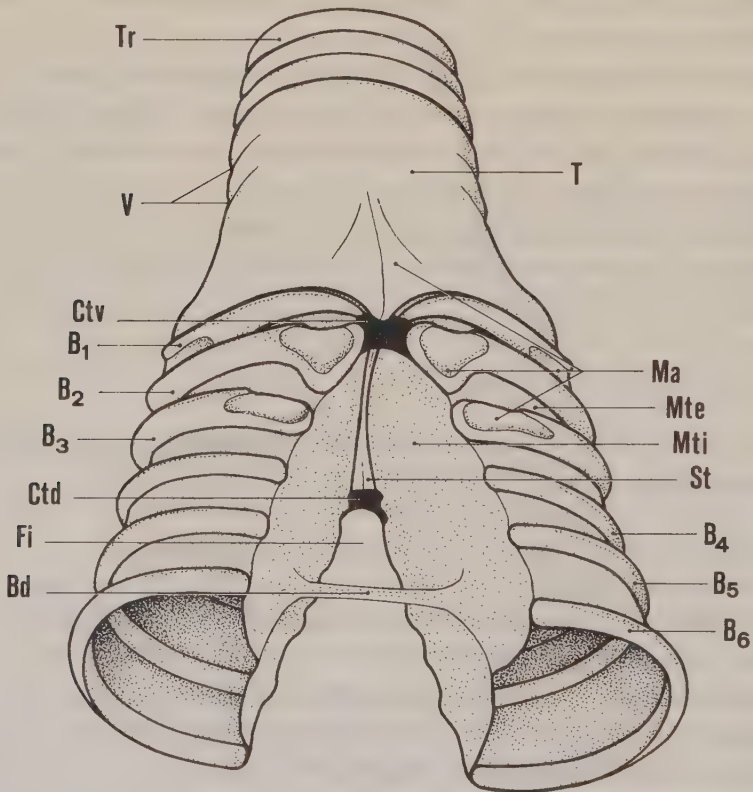


Abbildung 7: SINGVOGELSYRINX ohne Muskulatur (n. Angaben von HAECKER und KOEDITZ)

Tr=Trachealbogen, T= Trommel, V= unvollständige Verwachsungsstellen, Ma= Muskelansatzstellen, B₁-B₃ zum eigentlichen Syrinxskelett gehörende Bronchialbogen, B₄ etc. normal ausgebildete Bronchialbogen, St= Steg, Ctv=Cartilago tensor ventralis, Ctd= Cartilago tensor dorsalis, Bd= Bronchidesmus, Fi= Foramen interbronchiale, Mte= Membrana tympaniformis externa, Mti= Membrana tympaniformis interna. **Ventrale Ansicht.**

(1) oder Steg. An ihm sind die kopfwärts gerichteten Ränder der inneren Paukenhäute verankert. Im übrigen finden diese noch an den Bronchialbogen Halt, wo zudem die äusseren Membranen, die Knorpelteile und die Stimmuskeln ihre Ansatzstellen haben. Deshalb sind die ersten drei Bronchialbogen meist besonders kräftig und unterschiedlich differenziert ausgebildet. Ausser bei den Schwalben, wo auch sie eine geschlossene Form haben, treten sie bei allen Singvögeln durchwegs als Halbringe und bei erwachsenen Tieren als Knochelemente auf. Sie bleiben lediglich bei den Rabenvögeln an beiden Enden lebenslang knorpelig. An eigentlichen Knorpelteilen findet sich normalerweise auf der Vorderseite nur der *Cartilago tensor (ventralis)* (2) oder *C. arytaenoides* (3). Dieser geht übrigens nach neuerer Auffassung allein aus den im Knorpelstadium verharrenden Enden des zweiten (4) und nicht ersten (5) Bronchialbogens hervor. Manchmal tritt noch ein rückwärtiger Knorpelstab auf, der *Cartilago tensor dorsalis* (6).

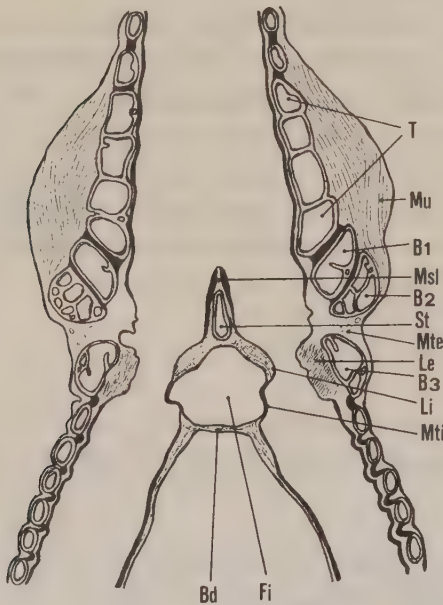
2) Membranen, Stimmlippen, Bänder

Da im nächsten Abschnitt bei der Besprechung der Muskulatur die elastischen Gebilde immer wieder zitiert werden müssen, soll hier deren Erläuterung unmittelbar angefügt werden (dazu der Längsschnitt in Abbildung 8):

Zwischen die zweiten und dritten Bronchialbogen spannen sich im Normalfall die äusseren Paukenhäute oder *Membranae tympaniformes externae* (7). Sie sind zwar bei den Singvögeln meist zu lang und zu schmal ausgebildet, um primär schwingen zu können. Doch man braucht deswegen ihre Existenz nicht gleich grundsätzlich oder gar über die Singvogelverwandtschaft hinaus in Frage zu stellen, wie dies in neuster Zeit zunehmend geschieht. Denn die umstrittenen Bereiche, deren Aspekt stark von der Präparation abhängig ist, lassen sich vielfach schon nach ihrer Gestalt eindeutig als die äusseren Stimmhäute ansprechen. Sie unterscheiden sich auch in ihrer Zellstruktur von den übrigen *Ligamenta annularia* zwischen den anderen Bogen des Atmungstraktes. Während letztere als feste, elastische Bänder in Erscheinung treten, bauen sie sich aus lockerem, gefässführendem Bindegewebe auf und setzen sich nur aus Schleimhaut und Adventitia zusammen. Allgemein sagt HAECKER (1900): "... wie beim menschlichen Kehlkopf das geschichtete Flimmerepithel speziell an den wahren Stimmbändern in geschichtetes Plattenepithel übergeht, so geht auch das mehrschichtige, von Schleimzellen durchsetzte Cylinderepithel der Singvogel- Trachea an den Paukenhäuten und Stimmlippen in ein plattes, einschichtiges Epithel über."

Zwischen den Enden der Branchialsparren etwa in der Region B_2 - B_6 und dem Steg sind die hauchdünnen, meist weniger als 10μ starken *Membranae tympaniformes internae* (7), die inneren Paukenhäute ausgespannt; oder eben nur eine grosse Membrana interna, wenn

Abbildung 8: LAENGSSCHNITT DURCH DIE SYRINX eines Amselmännchens (aus HAECKER 1900, leicht veränd.)



T = Trommel, Mu = Muskulatur, Msl = Membrana semilunaris, B1-3 = erster bis dritter Bronchialhalbring, St = Steg, Mte = Membrana tympaniformis externa, Le = Labium externum, Li = Labium internum, Mti = Membrana tympaniformis interna, Fi = Foramen interbronchiale, Bd = Bronchidesmus.

der Pessulus fehlt. Ist dieser gut ausgebildet, so kann sich über dessen Spitze eine konkav ausgeschnittene, halbmondförmige Leiste erheben, die Halbmondfalte oder Membrana semilunaris (1). Sie ist mit einer besonders dicken, gefässreichen Schleimhautschicht überzogen und kann auf ihrer Kuppe sogar einige Sinneszellen tragen. So fällt sie als primär schwingfähiges Gebilde von vorneherein ausser Betracht. Ebenfalls nur modulierend greifen die äusseren Stimmlippen (Labiae externae) in die Lautformung ein. Sie sind auf der Innenseite der äusseren Paukenhaut an deren unterem Rand gelegen. Das Gesagte gilt gleichwohl für die inneren Stimmlippen (Labiae internae), welche am Oberrand der inneren Stimmhäute in Erscheinung treten. Wie aus den Schnittdarstellungen ersichtlich ist, liegen die beiden Lippenpaare den entgegengesetzten Membranen schräg gegenüber. Sie werden den letzteren in Phonationsstellung aktiv genähert.

Ein Bindegewebestrang ohne direkten Einfluss auf die Lautgebung ist der Bronchidesmus (2) oder das Ligamentum interbronchiale. Er setzt als häutige Verbindung zwischen den beiden Bronchienschenkeln im Bereich der unteren Enden der inneren Paukenhäute an. Durch ihn werden die Schwingungen der Membranen in Grenzen gehalten und auf den Bereich der besten

Schwingfähigkeit - wo sich das Foramen interbronchiale befindet - konzentriert (1). Manchmal hat er auch T-förmige Gestalt und ist mit seinem langen Schenkel am Verdauungstrakt angewachsen. Er dient dann wohl ebenso wie die aponeurotische Membran der Fixierung der Bronchien in einem bestimmten Winkel und vor allem der Beibehaltung des letzteren bei sich ausdehnender Speiseröhre (2). Die zuletzt erwähnte 'syringeale Aponeurose' (1) zieht sich in der Form eines zähen Bandes etwa von den siebten Bronchialbogenenden an zwischen Trachea und Oesophag - senkrecht zu deren gemeinsamer Ebene orientiert - bis knapp über die Trommel hinaus nach vorn (vgl. Abbildung 9). Dort verwächst sie mit verschiedenen Muskelpartien und - ähnlich wie an ihrer hinteren Grenze - mit dem Verdauungstrakt. Am vorderen Ende erfährt sie zudem eine gewisse Ausweitung; sonst entspricht ihre Breite ungefähr derjenigen der darüberliegenden Syrinx.

3) Die Syrinxmuskulatur

War bis hierher die Situation noch einigermaßen überschaubar, so wird die Beschreibung eines 'Grundbauplanes' an dieser Stelle problematisch. Nicht vergebens ist die Syrinxmuskulatur gerade auch bei den Singvögeln dank ihres grossen Formenreichtums zu einem wichtigen Kriterium für den Systematiker geworden. In der Folge wird deshalb einerseits ein möglichst stark differenziertes Schema zur Darstellung gebracht, jedes einzelne Muskelpaar aber gleichzeitig in seiner allgemein häufigsten Position gezeigt (Abbildung 9). Andererseits werden in einer Beschreibung der Insertionsverhältnisse jedes Muskeltyps die wichtigsten Varianten erläutert und die vermutliche Funktion erwähnt. Schliesslich gibt die Tabelle 3 eine Liste synonymen Muskelnamen wieder, welche nach zahlreichen Forschern zusammengestellt worden ist.

Die meisten Autoren sprechen einmal von einer äusseren (extrinsic) sterno-trachealen beziehungsweise tracheo-claviculären Syrinxmuskulatur. Sie vermittelt kennzeichnenderweise zwischen der Luftröhre respektive den Bronchien und anderen Organkomplexen oder braucht sich je nach Auffassung auch nur genügend weit vom eigentlichen Stimmorgan zu entfernen (M. tracheo-lateralis), um ihren Namen zu verdienen.

Und dann von einem inneren (intrinsic), tracheo-bronchialen Muskelbestand, dessen sämtliche Ansätze am Atmungstrakt liegen, im typischen Fall in der Syrinxregion zu beiden Seiten der Bifurkation.

Weiter teilen sie die bei den Singvögeln zumeist sieben bis maximal neun oder gar zehn Paar inneren Muskeln in 3 (-4) lange und 4 (-6) kurze Muskelpaare ein (4). Allerdings sind sich die verschiedenen Autoren über die Zuordnung nicht immer einig. Die Komplizierung der Muskulatur ist wohl durch Spaltung des ursprünglich einzigen inneren Muskels, des M. tracheobronchialis, in

Richtung aller drei Achsen zustande gekommen (1).

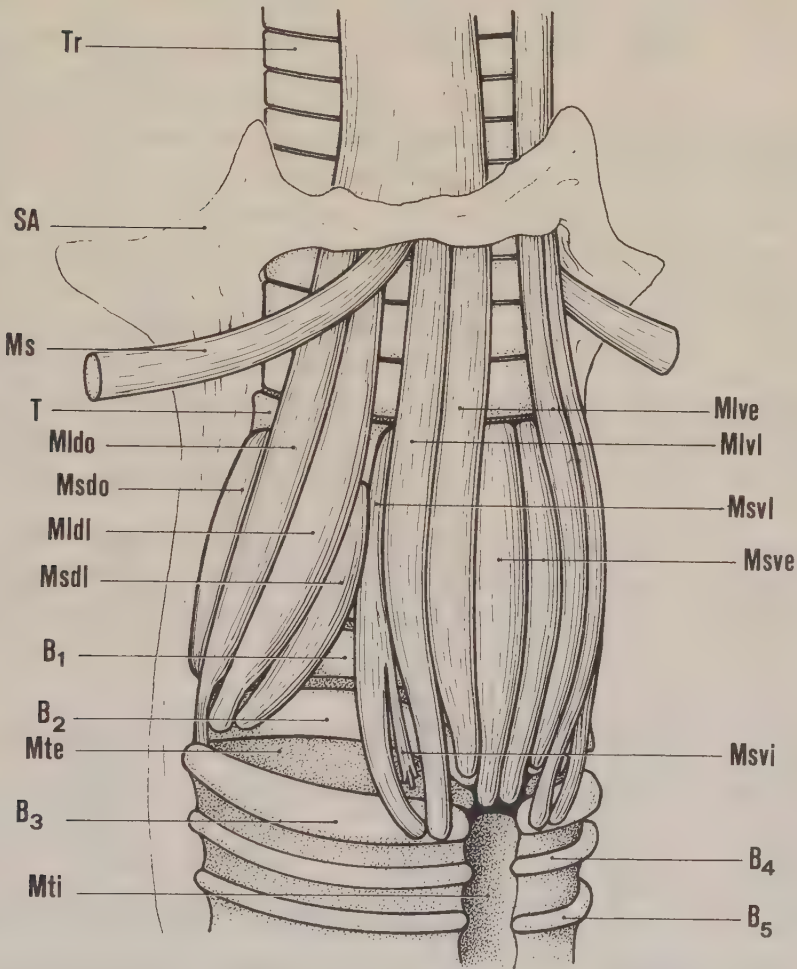
Zu den langen inneren Muskeln werden allgemein die folgenden drei Paare gerechnet:

- Der *Musculus laryngosyringaeus ventralis*, welcher recht konstant am Ventralende des zweiten Bronchialbogens und an der Aponeurose inseriert. Durch seine direkte Wirkung wird die *Membrana tympaniformis externa* gespannt. Gleichzeitig wird das *Labium externum* gedehnt, also dessen Querschnitt reduziert. Ueber die Knorpel wird indirekt die innere Stimmhaut beeinflusst und das *Syrinxvolumen* ganz allgemein vergrößert.
- Der *Musculus laryngosyringaeus dorsalis*, der am obersten Rand der *Membrana tympaniformis interna* wie auch dorsal am ersten Bronchialbogen ansetzt und im trachealen Bereich ebenfalls von der Aponeurose an deutlich in Erscheinung tritt. Er kann dort aber auch an der Trommel beginnen und mit seinem anderen Ende ganz vereinzelt am zweiten Bogen in dessen Mitte angreifen. Er beeinflusst die innere Paukenhaut direkt.
- Schliesslich der *Musculus laryngosyringaeus dorsolateralis*. Er zieht immer von der Aponeurose aus, wo er seinen Querschnitt vervielfacht und dann wie die anderen langen Muskeln vom gemeinsamen Ursprung unterschieden werden kann, gegen die Bronchienschenkel. Dort endet er dorsal am zweiten oder seltener dritten Bogen. Entsprechend variiert auch sein Einfluss geringfügig, der jedoch stets mit der äusseren Paukenhaut zusammenhängt und eine Rotation der Bogen um ihre Längsachse bewirken kann.

Noch komplizierter werden die Verhältnisse bei den vier Paar kurzen *Syrinxmuskeln*:

- Der *Musculus syringaeus ventralis* entspringt ventral am vorderen Rande der Trommel und führt zum *Cartilago tensor* und dem ventralen Ende des zweiten Bronchialbogens. Seine Kontraktion strafft die innere Paukenhaut und bewegt den zweiten Bogen nach aussen und vorne, so dass die inneren und äusseren Stimmhäute einander genähert werden.
- Der *Musculus syringaeus ventrilateralis* (*externus* SETTERWALL) zieht von der Trommel zum Ventralende des dritten Bronchialbogens. Ein nach SETTERWALL (1901) davon zu unterscheidender längerer Muskel (*Musculus laryngosyringaeus ventrilateralis*) beginnt schon höher oben an der Trachea. Ein weiterer von ihm benannter Muskelfaden (*M. syringaeus ventrilateralis internus*) soll an der äusseren Paukenhaut ansetzen. Der *Syringaeus ventrilateralis* bewirkt einer Verminderung der Fläche der äusseren Membran und gleichzeitig deren Verlagerung aus dem Bronchuslumen heraus. Ferner dürfte der untere Teil der inneren Paukenhaut angespannt werden.
- Der *Musculus syringaeus dorsalis* setzt etwas innerhalb von den ventralen Syringe an der Trommel an sowie am dorsalen Ende des ersten Bronchialbogens. Er verstärkt die Wirkung

Abbildung 9: DIE MUSKULATUR DER SINGVOGELSYRINX (schematisch)
Zusammengestellt nach Angaben von HAECKER 1900 und KOEDITZ 1925.
Ventrale Ansicht.



SA Syringeale Aponeurose, Tr-Trachealring, Mldo= M. laryngosyringeus dorsalis, Ms M. sternotrachealis, Mlve= M. laryngosyringeus ventralis, Mlvi- M. laryngosyringeus ventrolateralis, T= Trommel, Msvl- M. syringeus ventrolateralis (externus SETTERWALL), Msd= M. syringeus dorsalis, Msve= M. syringeus ventralis, Msdv= M. syringeus dorsolateralis, Mldv M. laryngosyringeus dorsolateralis, B₁-B₃ = Bronchialbogen des Syrinxkorbes, B₄ etc. - normal ausgebildete Bronchialbogen, Mte= Membrana tympaniformis externa, Msvi M. syringeus ventrolateralis internus SETTERWALL, Mti= Membrana tympaniformis interna.

<u>CUVIER 1795</u>	Le releveur longitudinal des demi-neaux	Le petit releveur	Le releveur postérieur des demi-aneaux	Le releveur transversal		Le releveur du troisième os-selet	Le rotateur postérieur du troisième os-selet
<u>SAVART 1823</u>	Le releveur antérieur du deuxième os-selet	Le releveur postérieur du premier os-selet	Le releveur postérieur du deuxième os-selet ou le muscle rotatoire	Le releveur des deuxième et premiers os-selets			
<u>HERRE</u>	Levator anterior arcus secundi	Levator posterior primus arcus	Levator posterior arcus secundi (arcus tii)	Levator anterior arcus secundi et primus	Levator tertius arcus	Rotator posterior secundi arcus	
<u>WUNDERLICH 1884</u>	Levator longus anterior arcus secundi	Rotator arcus tertius	Tensor membranae tympaniformis internae	Levator longus posterior arcus secundi	Levator brevis anterior arcus secundi	Rotator arcus tertius	Laxator membranae tympaniformis externae
<u>OWEN 1866</u>							
<u>SHUFELDI 1890</u>							
<u>MISKIMEN 1951</u>							
<u>CHAMBERLAIN 1968</u>	Broncho-trachealis anticus	Broncho-trachealis brevis	Broncho-trachealis posticus	Bronchialis anticus (latealis)	Bronchialis anticus (medialis)		Bronchialis posticus
<u>AMES 1971</u>							
<u>EURBRINGER 1888</u>							
<u>SEIDMANN 1893</u>	Tracheo-bronchialis ventralis	Tracheo-bronchialis dorsalis	Tracheo-bronchialis dorsalis	Syringus ventralis	Tracheo-bronchialis obliquus	Syringus ventralis	Syringus dorsalis
<u>HACKER 1900</u>							
<u>WARNER 1969</u>							
<u>SETERWALL 1901</u>	Laryngo-syringus ventralis	Laryngo-syringus ventralis	Laryngo-syringus dorsalis	Syringus ventralis	Syringus ventralis	Syringus ventralis	Syringus dorsalis
<u>KODITZ 1925</u>							
<u>THORPE 1961</u>							
<u>DÜRRWANG 1972</u>							

des entsprechenden Laryngosyringeus und verschiebt diesen Bogen leicht nach ventral, wodurch über die dorsale Knorpelspange (Cartilago tensor dorsalis) die oberen Abschnitte der inneren Membranen und indirekt die inneren Stimm lippen gespannt werden dürften.

- Der Musculus syringeus dorsolateralis inseriert noch ein wenig caudal vom letztgenannten an der Trommel und führt zum dorsalen Ende des zweiten Bronchialbogens. Seine Wirkung fällt mit derjenigen des entsprechenden Laryngosyringeus zusammen.

Die durchwegs gut entwickelten Musculi sternotracheales, welche bekanntlich die einzigen Stimmuskeln der niedrigsten Vogelordnungen darstellen, kontrollieren bei den Singvögeln mit grosser Wahrscheinlichkeit ebenfalls die Bewegung der Syrinx als Ganzes. Im Gegensatz zur primitiven Situation, wo sich eine Beeinflussung der Lage der Skelettelemente grundsätzlich nur auf diesem Umweg bewerkstelligen lässt, dürfte sich im vorliegenden Fall aber eine allgemeine Verlagerung des Stimmorgans nicht wesentlich auf die einzelnen Teile auswirken. Denn deren Position ist gewöhnlich durch mehrere innere Muskeln genau festgelegt.

Von direkter Bedeutung für die Spannungsverhältnisse der Membranen könnten dagegen zahlreiche glatte Muskelfasern in den Bronchienwänden sein. Solche haben sich nämlich bei genauen histologischen Untersuchungen in den Geweben, welche die unmittelbare Verlängerung der inneren Paukenhäute bilden, vielfach nachweisen lassen. (1)

Abschliessend muss noch darauf hingewiesen werden, dass die Stärke der Muskulatur innerhalb einer Vogelart beträchtliche Unterschiede zeigen kann. Bei vielen Vertretern der Drosseln, Raben, Finken und Ammern, um nur einige Beispiele zu nennen (2), wird in dieser Beziehung ein ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus beobachtet.

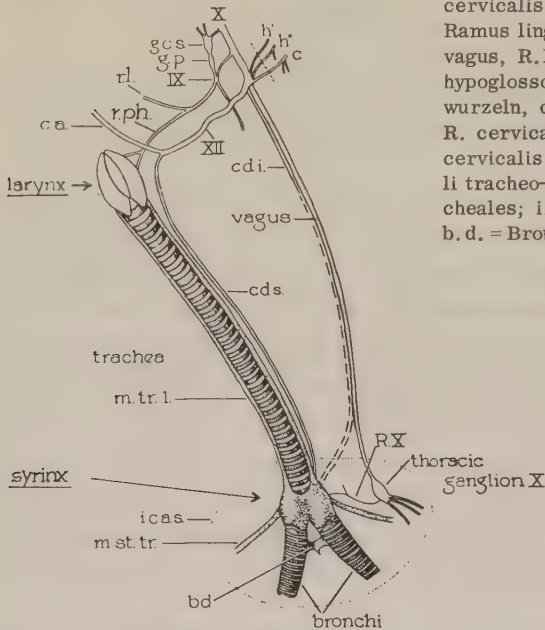
c) Die Syrinx im grösseren anatomischen Zusammenhang

Die Funktion des Stimmorgans lässt sich nur begreifen, wenn man seine Bezüge zu anderen Organkomplexen kennt.

1) Die Innervierung und Gefässversorgung der Syrinxmuskulatur

Die Innervierung der Syrinxmuskulatur ist von der Organisationshöhe nicht stark abhängig und erfolgt für jede Seite auf zweifachem Wege: Erstens über einen Ast des Nervus hypoglossocervicalis und zweitens über einen zurücklaufenden Ast des Nervus vagus, dessen Bedeutung für das Stimmgeschehen bis heute experimentell noch nicht hat abgeklärt werden können (3). Der Nervus hypoglossocervicalis steuert in seinen Ausläufern vornehmlich die Motorik des Stimmorgans, leitet von dort aber wahrscheinlich auch proprioceptive Information zu-

Abbildung 10: DIE NERVENVERSORGUNG DER SINGVOGELSYRINX (aus NOTTE-BOHM 1971b, leicht verändert)



IX = Nervus glossopharyngicus, g. c. s. = Ganglion cervicalis superior, g. p. = G. petrosum, r. l. = Ramus lingualis, r. ph. = R. pharyngeus; X = N. vagus, R. X = R. recurrens des Vagus; XII = N. hypoglosso-cervicalis, h', h'' + c = Hypoglossuswurzeln, c. a. = R. cervicalis ascendens, c. d. i. = R. cervicalis descendens inferior, c. d. s. = R. cervicalis descendens superior; m. tr. l. = Musculi tracheo-laterales, m. st. tr. = M. sterno-tracheales; i. c. a. s. = Interclaviculärer Luftsack; b. d. = Bronchidesmus.

rück (1). Er entsteht im Plexus cervicalis, wo sich die beiden - selten drei (2) - Hypoglossuswurzeln vereinigen, nachdem sie den Halssympathicus überquert und zuweilen Fasern ausgetauscht haben. Er spaltet sich dann im Gebiet der - oft mit Faseraustausch verbundenen - Ueberkreuzung des Nervus vagus häufig in einen mit diesem der Vena jugularis entlangziehenden Ramus cervicalis descendens inferior (Syringeus inferior) und einen R. cervicalis descendens superior (Syringeus superior) auf, welcher sich der Trachea anlegt. Letzterer gibt beim Erreichen der Luftröhre kopfwärts den Ramus cervicalis ascendens ab. In der engeren Syrinxregion treffen dann die Fasern des Ramus cervicalis descendens superior in manchen Fällen (z. B. nicht bei den Finkenvögeln) wieder mit solchen des R. cervicalis descendens inferior und praktisch immer mit Fasern des R. recurrens Nervi vagi zusammen, anastomosieren vielfach und ziehen dann zu den verschiedenen Muskelgruppen.

HAECKER (1900) betont in diesem Zusammenhang besonders, dass die Stimmuskeln der Vögel als Bildungen des Musculus sternohyoideus bezüglich ihrer Nervenversorgung dem Rectussystem angehören. Sie werden also nicht visceral innerviert, wie die aus der pharyngealen Muskulatur hervorgegangenen Stimmuskeln der übrigen Wirbeltiere. Zur Gefäßversorgung schreibt er:

"Was die Gefässversorgung der Muskulatur anbelangt, so sei nur kurz erwähnt, dass eine Arteria syringeae, welche hinter der Schilddrüse von der von der Carotis abzweigenden Arteria oesophageae abgeht, und eine Vena syringeae, die sich mit einer vom Oesophagus und einer aus der Schilddrüse kommenden Vene vereinigt und ihr Blut in die Jugularis ergiesst, den zugehörigen Gefässstrang zusammensetzen."

2) Die Beziehung zum Atmungssystem

Die Syrinx liegt wie ein grosser Teil des übrigen Atemtraktes innerhalb von Luftsäcken. Diese Tatsache ist für die Physiologie von entscheidender Bedeutung. Darum werden hier kurz die Besonderheiten des Atemsystems der Vögel skizziert:

Die Luftsäcke nehmen bei den Vögeln extreme Formen an (ca. $\frac{1}{2}$ Liter Inhalt bei einer Ente, 13 Liter beim Strauss). Sie beginnen sich stammesgeschichtlich betrachtet aber bereits bei den Reptilien zu entwickeln. Schon dort konzentriert sich das dem Gasaustausch dienende Gewebe immer mehr auf das vordere Ende der Lunge. Die Bronchiolen im hinteren Bereich der Lungenflügel werden dabei zunehmend dünnwandiger, pergamentartig, und blähen schliesslich beim Chamäleon zu regelrechten Blindsäcken auf (1). Die Lungen der Vögel endlich erscheinen auffällig klein. Dennoch übertreffen sie volumengleiche Atemorgane von Säugetieren an innerer Oberfläche um ein Vielfaches. Sie verdanken diese Tatsache einem komplizierten netzartig verwobenen Aufbau aus Bronchien verschiedenster Grössenordnungen (primären, sekundären und tertiären) (2). Die letzteren sind zum Zwecke optimalen Gasaustausches derart haarfein ausgebildet, dass sie nur durch eine starre Lungenkonstruktion vor dem Zusammensinken infolge kapillarer Kräfte bewahrt werden können. Dieser Aufbau schliesst Atembewegungen im Sinne anderer Wirbeltierlungen gänzlich aus. Dafür ist eine entsprechend gesteuerte Atmungsmuskulatur um alle Luftsäcke, besonders um die hinteren herum verteilt ("Blasebalsystem"). Jene sorgt zusammen mit den strömungsdynamischen Eigenschaften des Lungenaufbaus dafür, dass ein ausgeglichener schneller sowie von den Atemphasen grösstenteils unabhängiger Luftstrom an der physiologisch aktiven Innenhaut der tertiären Bronchien vorbeizieht und somit die hohen Stoffwechselbedürfnisse der Vögel befriedigt werden können (3).

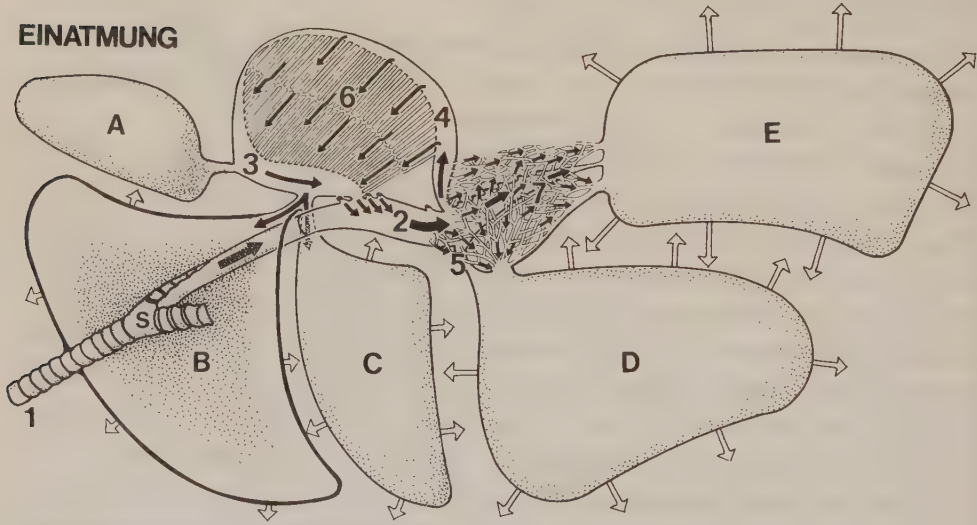
Dieses System vermag offensichtlich langandauernde Höchstleistungen besonders gut zu bewältigen. An Beispielen dafür fehlt es nicht: Selbst kleine Vögel überfliegen ganze Meeresteile und ziehen um den halben Erdball. Die Strausse gehören zu den ausdauerndsten Läufern überhaupt. Pinguine wie Taucher halten sich oft minutenlang unter Wasser auf. Und die Singvögel ordnen den Atemrhythmus weitgehend dem Gesangsgeschehen unter oder pfeifen gar im Schwirrflug unablässig ihre Strophen.

(1): 70 (2): 4, 118, 122, 165 (3) 18, 119, 203

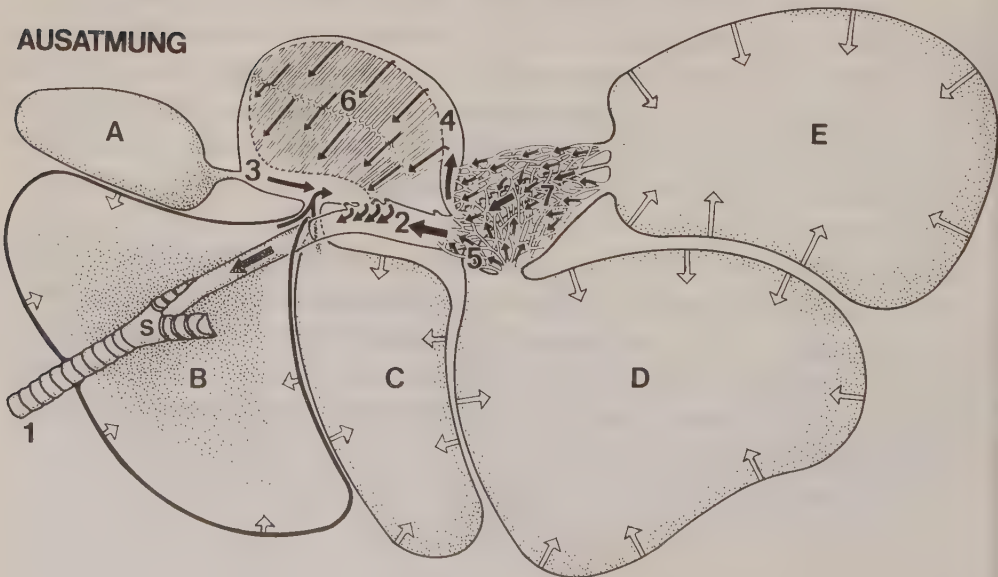
Abbildung 11: DAS ATMUNGSSYSTEM DER VOGEL (halbschematisch nach DUNCKER)

oben: Einatmungsphase; unten: Ausatmungsphase; ausgefüllte Pfeile= Luftfluss, offene Pfeile= Bewegung der Luftsackwände. 1=Trachea, 2=primärer Bronchus, 3=Ventrobronchi, 4=Dorsobronchi, 5=Laterobronchi, 6=Parabronchiennetz zwischen Dorsobronchi und Ventrobronchi, Bereich des Paleopulmo, 7= zusätzliches Schnitthälfte des interclaviculären Luftsacks, C= rechter präthoracaler, D= rechter postthoracaler Luftsack, E= rechter Abdominalsack. S= Syrinx, 2 - 7 = Bereich der eigentlichen rechten Lunge.

EINATMUNG



AUSATMUNG



Man nimmt heute an, dass der mit geringem Strömungswiderstand aber wechselnder Fliessrichtung in der Hauptachse des Lungensystems arbeitende sogenannte Neopulmo - dort wo er auftritt (Tauben, Hühner, Singvögel) - überwiegend der Ruheatmung dient. Der sehr viel grössere als Nebenschluss angehängte Paleopulmo würde dieser Auffassung zufolge erst bei forcierter Atmung und dann stets gleichsinnig von Luft durchflossen. (1)

Es werden regelmässig sechs Paar Luftsäcke angelegt, von denen aber zwei Paare schon während der Embryonalzeit zum claviculären Luftsack verschmelzen, wodurch die häufige Neunzahl erreicht wird. Selten können Säcke aufgeteilt erscheinen, wenn sich beispielsweise jene vier frühen Anlagen nicht oder nicht vollständig vereinigen. Verbreiteter sind Verschmelzungen; zum Beispiel der cervicalen Säcke oder bei vielen Singvögeln des claviculären mit den vorderen thoracalen zu einem einzigen grossen (sternalen) Gebilde (2) sowie beim Truthahn möglicherweise der cervicalen, claviculären und präthoracalen Luftsackanlagen insgesamt. Bei einigen Vogelarten bleiben die Abdominalsäcke rudimentär, doch fehlt im allgemeinen keiner.

1875 hat CAMPANA behauptet, dass Trachea, Syrinx, Bronchien und der Oesophag gar nicht innerhalb der Luftsäcke liegen, sondern lediglich als dorsale Invaginationen in deren Lumen hineinragen. Von der Entwicklung her betrachtet erscheint diese Vorstellung nicht abwegig (vgl. III/B/b/2). Beim erwachsenen Tier ist seine These jedoch nie bestätigt worden.

B) DER ENTWICKLUNGSABLAUF DER SYRINXREGION

Die Entwicklung der Vogelsyrinx ist erst beim Hausgeflügel in relativ groben Zügen untersucht worden (3), und leider werden zwei wichtige Arbeiten zu diesem Thema nur selten zitiert (4).

a) Die Hausentensyrinx

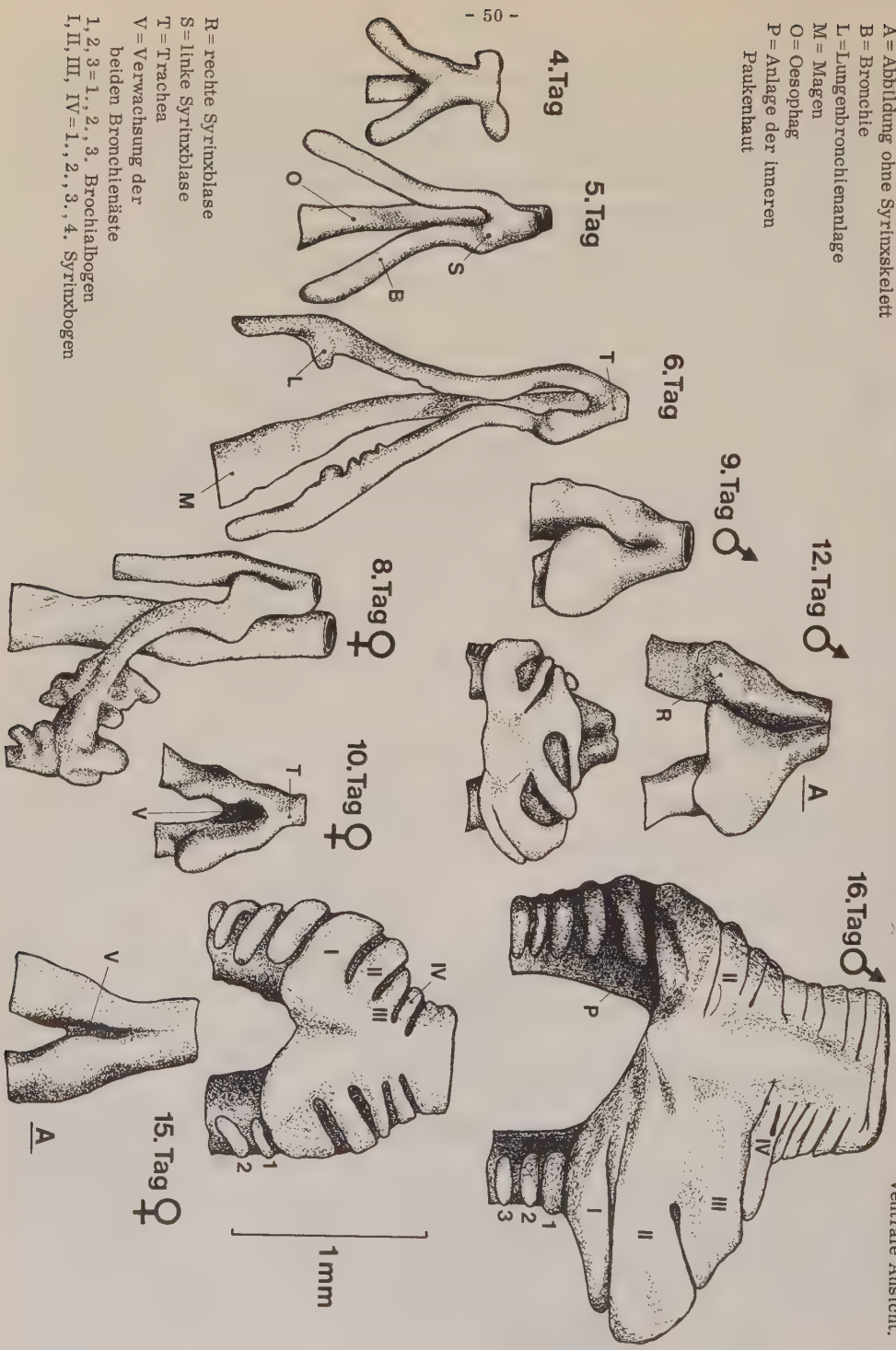
Anhand der Verhältnisse bei der Hausente und der Abbildung 12 kann eine Uebersicht über den allgemeinen frühen Entwicklungsang des Atemtraktes gewonnen werden.

1) Die Phase vor der geschlechtlichen Differenzierung

Am dritten Tag der Embryonalentwicklung kleidet bereits eine mehrfache Zellschicht die Speiseröhre aus. Auf ihrer Aussenseite ist die letztere inmitten des Grundgewebes von einer zwar noch strukturlosen, sich aber immer mehr verdichtenden Zellmasse umgeben. Der Oesophag weist am Kopfende einen kreisrunden Querschnitt auf, der gegen schwanzwärts unter zunehmender Ausweitung in eine mehr dreieckige Form übergeht. Dort stülpen sich am vierten Tag auf der Bauchseite

A = Abbildung ohne Syrinxskelett
 B = Bronchie
 L = Lungenbronchienanlage
 M = Magen
 O = Oesophagus
 P = Anlage der inneren Paukenhaut

Ventrale Ansicht.



die Anlagen der Luftröhre und der Bronchien aus und nehmen sehr schnell an Länge zu. Die Trachea ist anfänglich im Verhältnis zu den Bronchien viel zu kurz und es stellen sich erst im Laufe der Halsentwicklung die gewohnten Proportionen ein. Die mächtige Gewebemasse des Verdauungstraktes und die kleinere des Atemtraktes haben sich in der Zwischenzeit grösstenteils von einander geschieden. Die primären Bronchien ziehen sich zuerst unverzweigt an der Aussenseite der noch nicht voll ausgebildeten Lungenhälften entlang. Nach 140 Stunden sind sieben sackartige Ausstülpungen der sekundären Bronchien oder Lungenpfeifen sichtbar.

2) Der spätere Entwicklungsablauf

Bei der Ente, wo übrigens die ganze Syrinx aus den Bronchien hervorgeht, kommt es zuerst bei beiden Geschlechtern im Bereich des vordersten linken Bronchienabschnittes zu blasenartigen Erweiterungen. Diese entwickeln sich aber vom Zeitpunkt des Auftretens der primären Geschlechtsmerkmale an nur beim Männchen weiter und führen dort zur sogenannten Labyrinthbildung. Beim weiblichen Embryo wird die Bildung der asymmetrischen Blase unter dem Einfluss der nun ausgeschütteten Sexualhormone gestoppt. Vom selben Moment an werden im Weibchen auch andere männliche Anlagen gehemmt oder gar zurückgebildet. Diese Effekte lassen sich im Experiment durch künstliche Hormongaben oder Kastration überprüfen (1).

Bei den Sägererpeln, deren Labyrinth mit besonders auffälligen Fensterbildungen versehen sind (Abbildung 6 k), wird embryonal aus je nach Art 6-17 Bronchialbogen, sonst aber ähnlich wie bei der Hausente, eine vorerst massive Syrinxblase aufgebaut. Deren Skelettelemente bleiben an den Stellen der zukünftigen Membranflächen erst nach und nach in ihrer Entwicklung zurück.

Im Winkel zwischen den Bronchienschenkeln bildet sich nach anderthalb Wochen eine feste Gewebebrücke aus. Sie löst sich später durch Vakuolisierung wieder auf. Dieses einlumige kompakte Rohrstück erweckt dann beim adulten Tier gestaltmässig ganz den Eindruck, es stelle den hintersten Teil der Luftröhre dar (von BROMAN 1943 sekundäre Trachea genannt). Der Pessulus ist bei der Ente ebenfalls eine Bildung des Bronchialskelettes und nicht des letzten Trachealbogens.

Im übrigen lässt sich die weitere Entwicklung des Entenstimmorganes, die auch im folgenden sehr kontinuierlich vonstatten geht, nach der Abbildung 12 und den Angaben im nächsten Kapitel recht gut abschätzen.

b) Das Stimmorgan des Haushuhnes

Ueber die Entstehung der Feinstrukturen finden sich für das Haushuhn am meisten Angaben (2).

(1): 144, 269

(2): 169, 254

1) Die Anlage des Syrinxkorbes und der Muskulatur (Abbildung 13)

Beim Huhn weicht die Entwicklung in der zeitlichen Abfolge ihrer einzelnen Schritte nicht wesentlich von derjenigen bei der Hausente ab. Sie verläuft aber wegen der kürzeren Brutzeit gesamthaft etwas schneller. Gegen Ende der ersten Embryonalwoche verdichten sich die Zellen an den Aussenseiten der Bronchien knapp unterhalb der Gabelungsstelle. Sie formen die im Querschnitt anfangs runden Anlagen der ersten Bronchialbogen. Ober- und unterhalb dieser Bereiche treten leichte Auswölbungen im Lumen des Atemtraktes auf und die Bogen fangen von beiden Seiten her an, die Bronchien zu umfassen. Am achten Tag lassen sich hier die ersten Knorpelzellen feststellen, am zehnten auch in weiteren Regionen der Luftröhre und Bronchien. Nach elf Tagen tritt der Steg in Erscheinung. Er greift bald als ausgedehnter Stab in der typischen Weise zwischen den Schenkeln der Bronchien hindurch. An seiner ventralen Ansatzstelle scheint er zuerst mit den eben entstehenden ersten beiden und schliesslich auch dem dritten und vierten trachealen Bogen zu verwachsen. Auf der Bauchseite kommt es später zu einzelnen Aufspaltungen, während rückwärtig eher eine Tendenz zur Verwachsung überwiegt. Die weiteren Trachealringe beginnen sich nach 12 Tagen auszubilden.

Das Luftröhrenlumen besitzt in der Mitte der Bifurkation zu diesem Zeitpunkt transversal schlitzförmige Gestalt und sowohl die Rückwand der Trachea als auch die dorsomedialen Teile der Bronchien sind durch die Bildung vermehrter Zellagen etwa doppelt so stark geworden wie ihre Bauchseiten. Nun differenzieren sich die Muskeln in der Form eines dorsalen und eines ventralen Paares. Schon wenige Tage später lassen sich die Ansatzstellen der bronchotrachealen Muskulatur zwischen dem elften und zwölften Trachealbogen erkennen. Die zuhinterst gelegenen Luftröhrenbogen werden zunehmend breiter und berühren sich schliesslich rückwärtig mit den Rändern, so dass auch hier die Verwachsung zur Trommel einsetzen kann. Nach zwei Wochen sind alle Skeletteile des Atemtraktes angelegt; allerdings haben erst diejenigen in der Syrinxregion knorpelige Struktur. Die einzigen zuverlässigen Angaben über diesen Abschnitt der Entwicklung bei den Singvögeln besagen, dass dort die Knorpelteile nach etwa der Hälfte der Brutdauer sichtbar werden und die Muskelanlagen ungefähr einen Tag später (1).

2) Das Luftsacksystem und die einzelnen Gewebetypen

Das nicht in die Bildung des Atemtraktes miteinbezogene Mesoblastgewebe verliert nach und nach seine dichte Packung und wird netzartig. Die Luftsackanlagen der Syrinxregion umfassen bald nach ihrer gemeinsamen Entstehung an der Bifurkation des Hauptstammes des dritten Ektobronchus sämtliche Teile des Stimmorgans. In über ein Dutzend Lappen aufgespalten stossen sie dabei bald mehrfach zusammen und beginnen miteinander zu verschmelzen. Es scheint, dass ihre Wände

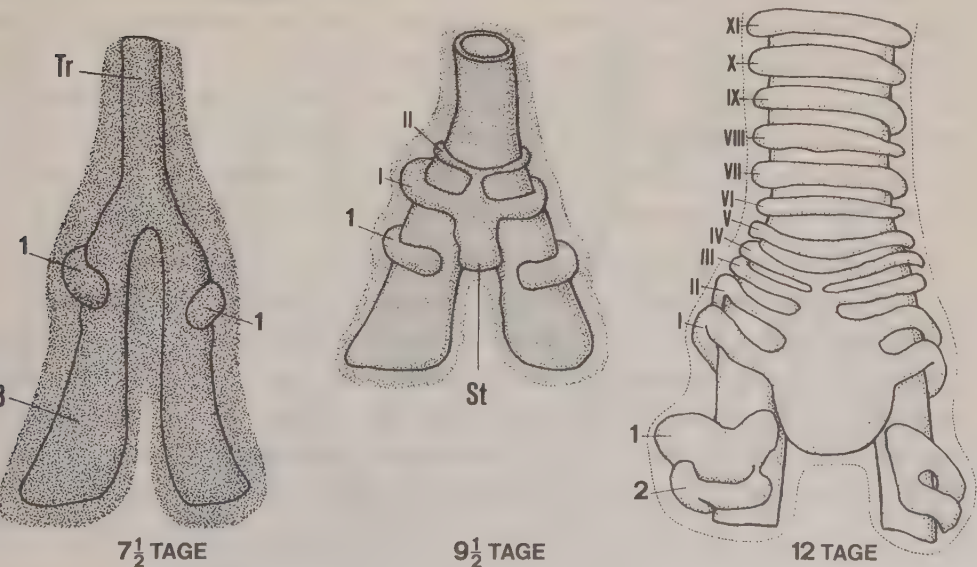
im folgenden nicht überall vollständig abgebaut werden und später als Membranbänder (Bronchidesmus, aponeurotische Membran etc.) der Befestigung des Stimmorgans dienen. Diese mehrfache Fixierung ist beim Haushuhn besonders auffällig, aber bisher nur einmal beschrieben worden (1).

Erst nach zweieinhalb Wochen bilden sich die ersten Drüsenzellen-Komplexe aus. Von diesem Zeitpunkt an lassen sich die Bereiche der Paukenhäute, wo keine Drüsenzellen vorkommen, auch nach ihrem Zellaufbau abgrenzen. Gestaltmässig sind die äusseren und kurz darauf auch die inneren Stimmhäute schon vorher in Erscheinung getreten. Weiter wird die Querstreifung der Muskeln sichtbar und zwischen den Knorpel-elementen lässt sich Bindegewebe anfärben.

Die Entwicklung des Stimmorgans eilt zwar derjenigen des übrigen Atemtraktes stark voraus, und die Syrinx ist während der Embryonalzeit schon relativ grösser als beim adulten Tier. Aber die Verknöcherung ihrer Skelettelemente hat zur Zeit des Schlüpfens noch nicht eingesetzt. Zudem sind die Membranen noch vergleichsweise schwammig und dick. Ueberhaupt scheint das Stimmorgan auch bei den Vögeln über einen längeren Zeitraum hinweg weiteren geringfügigen Veränderungen bezüglich Struktur und Funktion unterworfen zu sein. Zumindest die Kalkeinlagerung ins Syrinxskelett setzt sich lebenslang fort.

(1): 169

Abbildung 13: DIE FRUEHE ENTWICKLUNG DES HUEHNERSTIMMORGANS
(ventrale Ansicht; dorsal hat die Verwachsung des Syrinxkorbes auch im ältesten dargestellten Stadium noch nicht eingesetzt. Nach MYERS)
1, 2 = Bronchienbogen; I, II, III etc. = Tracheale Bogen; Tr = Trachea, St = Steg, B = Brochus.



IV) PHYSIOLOGISCH - FUNKTIONALE BETRACHTUNG

Wenn auch die Fülle feinatomischer Besonderheiten im Syrinxbau kaum zu überblicken ist, so basiert die Lautgebung doch immer auf denselben grundlegenden Gesetzmässigkeiten.

A) DAS FUNKTIONSPRINZIP DES STIMMORGANS

Die generelle Funktionsweise der Stimmorgane lässt sich mittels geeigneter Versuchsanordnungen direkt abklären oder aus entsprechenden Beobachtungen und Messergebnissen folgern.

a) Praktische und theoretische Aspekte der Schwingungserzeugung

Die Vogellaute entstehen nach einem an sich einfachen, im übrigen Tierreich aber nirgends sonst zur Schallerzeugung herangezogenen Prinzip.

1) Anatomische Grundlagen

Heute steht fest, dass Membranflächen grundsätzlich die einzigen primär schwingfähigen Gebilde im Atemtrakt der Vögel sind; und zwar die inneren beziehungsweise seltener die äusseren Paukenhäute der Syrinxregion oder deren Äquivalente. Als 'primär schwingfähig' sollten nur diejenigen Regionen bezeichnet werden, die dank ihren elastischen Eigenschaften unmittelbar in tonfrequente Schwingung geraten können. Einen Grenzfall stellen sehr flexible Strukturen dar, welche zusammen mit den Paukenhäuten die Stimmritze bilden und am Ort der Lautbildung selbst heftig mitvibrieren, beispielsweise im Innern der Stockerpellabyrinth (Abbildung 32).

Eine - früher viel diskutierte - primäre Schwingfähigkeit der polsterartigen Halbmondfalte (vgl. III/A/b/2), wie sie besonders der Entdecker dieser Struktur SAVART (1823) vermutet hat, lässt sich dagegen praktisch nicht nachweisen (1). Ebenso fehlen für eine Entstehung von eigentlichen Pfeiftonen nicht nur jegliche Beweise, sondern auch weitgehend die Voraussetzungen (2).

Leider haben bis in die neuste Zeit hinein Analogieschlüsse von den Stimmbändern der Säugetiere auf die sogenannten Stimmlippen der Vögel Verwirrung gestiftet. Dabei lässt schon die grobmorphologische Betrachtung deutlich werden, dass diese Vorwölbungen zu keinen Schwingbewegungen im Sinne der Glottisränder beispielsweise des menschlichen Kehlkopfes fähig sind (vgl. die Abbildungen 8 und 14). Weiter erscheinen bei den Stimmlippen der Vögel quer zum Luftstrom gerichtete Polsterschwingungen, wie sie zum Beispiel am Mundstück der Blechblasinstrumente auftreten, unwahrscheinlich. Diese Hypothese braucht jedoch überhaupt nicht diskutiert zu werden. Denn

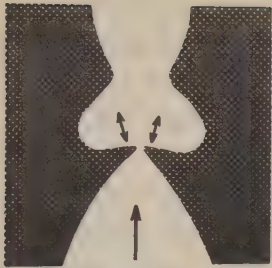


Abbildung 14: SCHWINGBEWEGUNGEN der menschlichen Glottisränder (schematisch nach GRUETZNER)

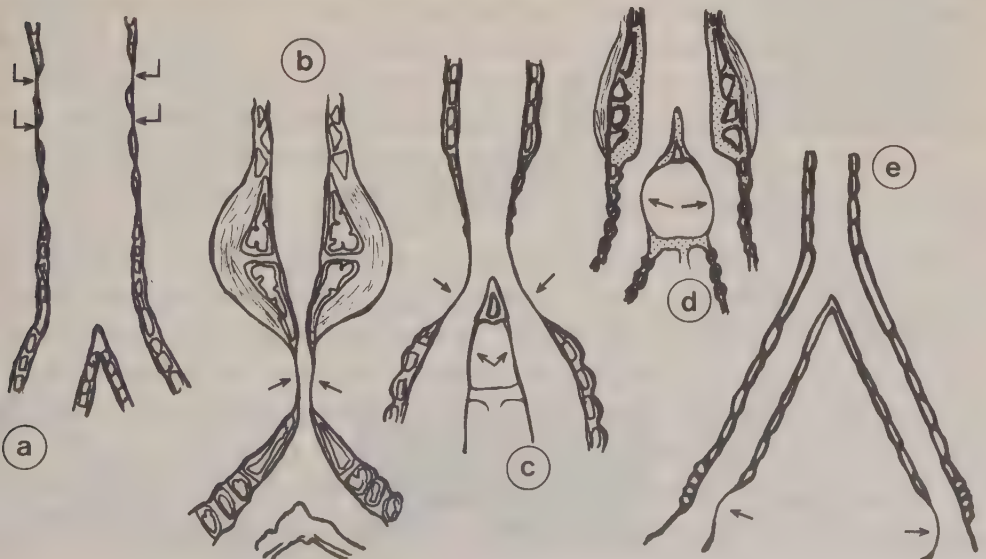
nach unserem derzeitigen Wissen kommen in keinem funktionsfähigen Vogelstimmapparat ausschliesslich derartige zum primären Schwingen denkbar ungeeignete Gebilde vor. Zudem stehen sich solche Stimmlippen bei der Lautgebung in keinem Fall unmittelbar gegenüber.

Unheilvoll wirkt sich oft auch das Bemühen aus, eine allgemein gültige Lokalisierung und Mechanik der Stimmerzeugung zu postulieren, weil dabei der ausserordentlichen Variationsbreite im Syrinxbau nur selten genügend Rechnung getragen wird. Man braucht aber gar nicht lange nach einem solchen 'Grundbauplan' zu suchen. Denn selbst wenn man die Verhältnisse bei den zahlreichen Sonderbildungen mitberücksichtigt, kann man aus den verschiedenen Bauplänen leicht gewisse strukturelle Gesetzmässigkeiten herauslesen, deren physiologische Bedeutung unschwer aufzuzeigen ist.

In allen hier schematisch dargestellten Formenkreisen (Abbildung 15) finden sich eine (b), zwei (c,d,e) oder noch mehr Stellen (a), an denen sich zwischen Membranen (a,b,c,e) respektive zwischen solchen und weniger schwingfähigen Teilen (in d den gegenüberliegenden Stimmlippen) bei entsprechenden

Abbildung 15: FUNKTIONELLE SYRINXTYPEN (halbschematische Längsschnitte)

a = IBIS - Typ (Heiliger Ibis, Stimmritzen in der Schnittebene), b - PAPAGEIEN - Typ (Schimmellori), c = HUEHNER - Typ (Haushuhn), d = SINGVOGEL - Typ (Buchfink), e = LAPPENTAUCHER - Typ (Haubentaucher adult). Pfeile = Ort(e) der Stimmbildung. (B nach WARNER, D nach NOTTEBOHM)



Druck- beziehungsweise Lageveränderungen stimmspaltähnliche Verengungen bilden können. Ueberall dort lassen sich die Paukenhäute oder ihre Aequivalente vom Luftstrom in Schwingung versetzen. Beim

- IBIS-Typ sind es rein tracheale Membranflächen, beim
- PAPAGEIEN-Typ schwingen allein die äusseren Stimmhäute, beim
- HUEHNER-Typ agieren innere und äussere Häute in gemischten Paaren, beim
- SINGVOGEL-Typ vibrieren nur die inneren Paukenhäute und schliesslich beim
- LAPPENTAUCHER-Typ handelt es sich um rein bronchiale Membranen.

2) Voraussetzungen für das Verständnis der Physiologie

Die Schwingbewegungen solcher natürlichen Stimmhäute können im Rahmen einer geeigneten Versuchsanordnung durch gewisse technische Hilfsmittel (z. B. Lichtblitzstroboskop) direkt sichtbar gemacht werden. Sie entsprechen grundsätzlich denjenigen, welche sich an einer stark schematischen Nachbildung der Syrinxkonfiguration zum Beispiel entsprechend der Abbildung 16 beobachten lassen. Aber nicht nur die augenfälligsten Vorgänge laufen hier durchwegs in Analogie zum physiologischen Experiment mit anatomischem Material ab. Sondern selbst die kompliziertesten und bisher weitgehend unverstandenen Phänomene der Lautgebung bei Vögeln (vgl. IV/A/b 3-6) treten im Modellversuch in vergleichbarer Weise hervor.

All diese guten Uebereinstimmungen rechtfertigen es, die wichtigsten Kennzeichen der Schallerzeugung in der Syrinx zunächst anhand der besser überschaubaren Modellsituation zu erläutern. Es ist jedoch trotz dieser zweifellos groben Vereinfachung nicht möglich, die zahlreichen physikalischen Grössen, welche für die Phonation von Bedeutung sind, etwa unmittelbar in Formeln zu fassen. Am ehesten wird die Verflechtung von konkurrierenden Tendenzen durchsichtig, wenn die Betrachtung des funktionalen Aufbaus der Schallquelle noch vor dem Wirksamwerden irgendwelcher physiologischer Einflüsse beginnt und man letztere erst nach und nach einsetzen lässt. Dann kann man jeden Teilvorgang Schritt für Schritt von verschiedenen Gesichtspunkten aus beurteilen und gedanklich mitvollziehen, bis der vollständige Schwingungsmodus verstanden ist.

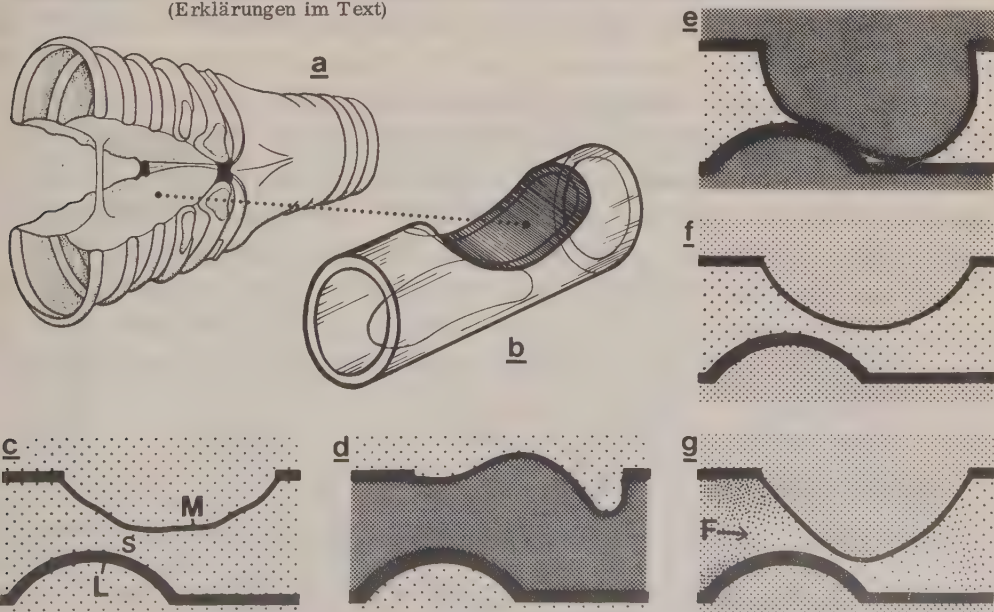
Der im Detail zu beschreibende Mechanismus läuft in vergleichbarer Weise bei einem vollgeblasenen Kinderluftballon ab, dessen Oeffnung man zwischen je zwei Fingern auseinanderzieht. Dieses simple Beispiel der Schallproduktion wird sogar von manchen Fachpublikationen zur Problematik der Vogelstimme - meistens in der Einleitung - beiläufig erwähnt. Doch hat anscheinend bisher niemand die im vorliegenden Zusammenhang grundlegende Bedeutung dieser einfachen, jedermann aus dem Alltag vertrauten Art der Tonerzeugung wirklich erkannt.

Die genaue Geometrie eines Nachbaus der Stimmsituation kann also nicht von sehr grosser Bedeutung sein. Die folgende Anordnung gibt auch nicht irgend einen 'Grundbauplan' aus der Natur wie-

der. Sie bietet aber besonders günstige Voraussetzungen für die Darstellung und das Verständnis des Phonationsprinzips. Das im weiteren stets eingesetzte, aus einem Acrylharzrohr gefertigte Modell einer einzelnen Syrinxhälfte ist in der Abbildung 16 b einem entsprechenden Schema der Anatomie des Vogelstimmorgans a (nach Abbildung 7) gegenübergestellt. Unter c ist die selbe Konstruktion im Längsschnitt gezeichnet. Dabei stellt die Punktierung sozusagen ein grobes Mass für die Dichte der Gasmoleküle der Luft und somit für die jeweiligen örtlichen Druckverhältnisse dar; in diesem Fall für den überall wirkenden normalen atmosphärischen Druck. Auf der Unterseite erhebt sich in diesen Schnittzeichnungen die Schwelle der Labium-Imitation (L) aus der 'Bronchialwand' empor. Von oben hängt etwas weiter vorn schlaff die Gummi-Membran (M) herunter und bildet gegen das Labium hin einen Stimmspalt (S).

Würde nun als ein erster Versuch zur Lauterzeugung von der 'Lungenseite' her kurzerhand Luft durchgeblasen, ergäbe sich im skizzierten Fall etwa ein Bild wie in d angedeutet. Die 'Paukenhaut' würde zusammengestaucht, weggeblasen oder nach aussen gedrückt. An herausgetrennten Stimmorganen von Vögeln wölben sich bei normaler Streckung die Membranflächen gleichermassen balonartig nach aussen, lässt man lediglich durch die Bronchien Pressluft fliessen. Umgekehrt hat ein zu grosser Druck von aussen, 'vom claviculären Luftsack her', einen vollständigen Verschluss des Bronchus zur Folge (e). Einzig wenn der Aussendruck in einem angemessenen Verhältnis zum Innendruck steht (f), kann die Stimmhaut ihre Form auch dann ungefähr beibehalten, wenn ein Luftfluss F einsetzt (g). Beim Vogel differieren in der Regel diese beiden Druckwerte unterein-

Abbildung 16: VORAUSSETZUNGEN FUER EINE MEMBRANSCHWINGUNG
(Erklärungen im Text)



ander aus Gründen der Atemphysiologie nur unerheblich (1).

3) Der Druck im claviculären Luftsack

Wie aus den Figuren und ebenso aus der weiteren Beschreibung des Geschehens klar hervorgeht, kommt dem Druck im claviculären Luftsack, in den die ganze Syrinxregion eingebettet ist (vgl. III/A/c/2), eine entscheidende Funktion zu. Durch sein Uebergewicht im Vergleich zu demjenigen im unmittelbaren Bereich der Stimmritze verleiht er den Paukenhäuten erst die für den Phonationsvorgang nötigen Eigenschaften. Es sind dies also "Membranen mit aufgezwungener Schwingungselastizität", wie RUEPPELL die Situation treffend charakterisiert hat. Die eigene Formbeständigkeit und Spannung der Stimmhäute ist vergleichsweise gering. Sie nimmt nur bei wenigen Vogelgruppen (Gänse, evtl. einige Eulen u. a.) durch die Befestigung in einer mit zunehmendem Alter immer stärker verknöchernden Umgebung mit der Zeit ein derart beachtliches Ausmass an, dass solche Membranflächen schliesslich auch ohne Ueberdruck im Luftsack schwingfähig bleiben.

In neuester Zeit wird die grundsätzliche Bedeutung eines solchen Druckes für das Stimmgeschehen wieder vermehrt in Zweifel gezogen. Sticht man nämlich bei Vögeln den entscheidenden Luftsack von aussen her auf, bleiben manchmal trotzdem noch Reste ihrer Stimme erhalten (2). Diese Tatsache kann nun aber keineswegs unbesehen als Argument gegen die Wichtigkeit des claviculären Druckes ins Feld geführt werden. Denn nicht absolute Werte sind für den Mechanismus der Lautgebung von primärer Bedeutung, sondern das Verhältnis der beiden Komponenten im Luftsack und Bronchuslumen zueinander. Man kann sich gut vorstellen, dass das Entweichen von beträchtlichen Luftmengen durch die zusätzliche künstliche Oeffnung auch den Druck im eigentlichen Atemtrakt stark verringert. Warum sollte dann ein passendes Druckverhältnis auf einem niedrigeren absoluten Niveau nicht wieder die Erzeugung einiger leiser Töne ermöglichen? Ueberhaupt muss man sich stets bewusst sein, dass selbst bei eröffnetem Luftsack nicht etwa gar kein Druck von hinter den Paukenhäuten mehr wirksam ist; sondern immer noch der atmosphärische Luftdruck. Oder in Zahlen angegeben: noch 1 at statt maximal 1,1 at bei ungestörter Anatomie (vgl. IV/A/e/2). Gegenüber der im übernächsten Abschnitt zu diskutierenden möglichen Druckverminderung auf der andern Membranseite an der Stelle des Stimmspaltes (IV/A/a/5) erscheint eine solche Differenz nicht sehr bedeutend.

4) Die Phonationsstellung

Die Aufrechterhaltung einer ausreichenden Membranspannung respektive korrekten Druckkombina-

tion stellt zwar eine notwendige, aber noch keine hinreichende Voraussetzung für die Lautgebung dar. Darüber hinaus ist generell eine mit der Atmungssituation verglichen beträchtliche Verengung des Lumen-Querschnittes in der Region der schwingfähigen Gebilde zu einer eigentlichen Stimmritze nötig. Für eine solche Umstellung der Syrinx von einer funktionalen Einstellung zur andern reicht der Effekt von Luftdruckveränderungen allein in der Regel nicht aus. Dazu sind der Dehnbarkeit der natürlichen Paukenhäute viel zu enge Grenzen gesetzt. Erst gleichzeitig über Muskeln gesteuerte anatomische Lageveränderungen können die notwendige gegenseitige Annäherung einzelner Syrinxstrukturen bewerkstelligen. Eine entsprechende Konstellation erweist sich als Grundbedingung für das Einsetzen eines periodischen Wechselspiels unterschiedlicher physikalischer Kräfte und damit für die Tonerzeugung überhaupt. Man nennt sie Phonationsstellung des Stimmorgans.

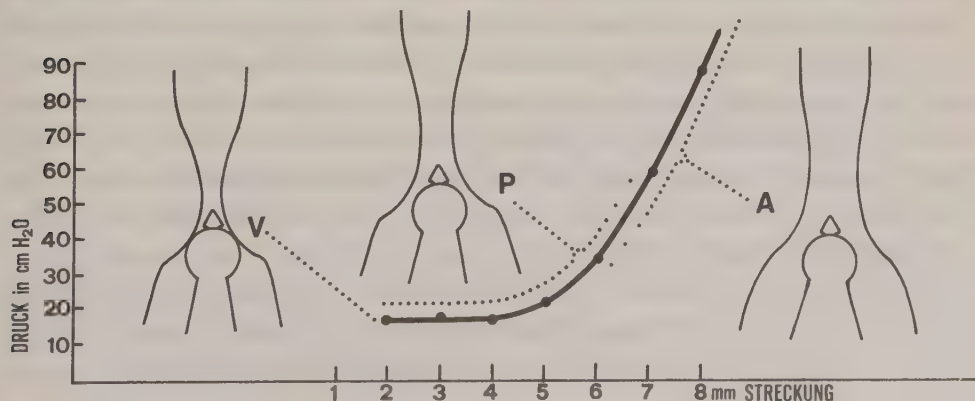
Praktisch werden diese Forderungen folgendermassen verwirklicht:

Bei den Nicht-Singvögeln, wo sich oft gar keine innere Muskulatur vorfindet (vgl. III/A/a/1), dient das Paar des Musculus tracheo-lateralis, welches der Luftröhre entlang verläuft, vorwiegend zur Verkürzung der Trachea; beim frischtoten Huhn im Experiment um maximal etwa $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ (1). Es zieht also die Schallquelle zur Atemposition (A in Abbildung 17) auseinander. Der antagonistisch wirkende sterno-tracheale Teil staucht bei seiner Kontraktion durch eine schwanzwärts gerichtete Verlagerung der Luftröhrenpartie die Syrinxregion zur Phonationsstellung (P in 17) zusammen.

(1): 169

Abbildung 17: PHONATIONS- UND ATMUNGSSTELLUNG DER HUEHNERSYRINX

(Senkrecht ist der Druckwert aufgetragen, ab welchem im physiologischen Experiment Lauterzeugung erreicht worden ist, in der Waagrechten die jeweilige Streckung des Stimmorgans von einem willkürlichen Nullpunkt ausgehend. Dazu sind die für die Positionen Verschluss (V), Phonation (P) und Atmungsstellung (A) typischen Längsschnitte durch die Syrinx schematisch eingezeichnet.)



Dazwischen liegt eine recht deutlich ausgeprägte Ansprechgrenze (Knick in der Kurve in Abbildung 17), mit deren Unterschreitung eine Lautgebung bei physiologisch sinnvollen Bedingungen erst möglich wird.

An Singvögeln ist nachgewiesen worden, dass auch und gerade sie ohne das zur äusseren Muskulatur gehörende sternotracheale Muskelpaar überhaupt zu keiner Lautäusserung mehr fähig sind (1). Dessen ungeachtet wird seit Jahren heftig die Frage diskutiert, in welcher Form eine zusätzliche Steuerung der Phonationsstellung durch den inneren Muskelbestand bei komplizierteren Syrinxtypen mitwirken könnte.

Eine erste Hypothese sieht eine aktive - durch Druckunterschiede kaum begünstigte - Verengung der Stimmritze durch die Muskulatur vor. Die zweite vermutet, dass durch ebensolche Muskelarbeit der völlig passive Verschluss der Schallquelle unter dem Einfluss des Druckes im claviculären Luftsack verhindert werden muss. Zur ersten These passt der Umstand, dass Vögel mit durchgeschnittener Syrinxsteuerung überwiegend stumm bleiben. Für die zweite sprechen die Beobachtungen, dass Vögel mit denervierter Syrinx bei erregtem Einatmen keuchende Laute von sich geben oder gar an Atemnot zugrunde gehen und dass die experimentelle Phonationsschwelle unter Anästhesie niedriger liegt als beim bewussten Tier (2). Dieser Widerspruch lässt sich durch die Formulierung einer dritten Hypothese aufheben, indem eine mittlere Lage zwischen den Extremen als Ruhezustand postuliert wird. So wäre die Syrinx sowohl um in Atemstellung überzugehen, wie auch um Phonationsstellung zu erreichen auf die Kontraktion entsprechender Muskeln angewiesen. Sind letztere ausgeschaltet, ist die Stellung zum Phonieren zu weit und zum starken Atmen zu eng.

5) Das BERNOULLI-Prinzip

An dieser Stelle wird der Faden der Aufzählung von physikalischen Voraussetzungen zur Schwingungserzeugung wieder unmittelbar aufgenommen:

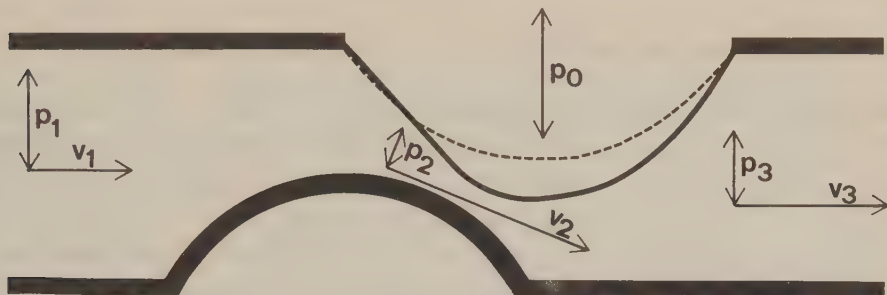
Die auftretenden geringen Differenzen in der Membranwölbung von Abbildung 16 f (gestrichelte Linie in Abbildung 18) nach 16 g unter dem Einfluss der einsetzenden Luftströmung (ausgezogene Kurve in Abbildung 18) zeigen einen für das Verständnis der Schwingvorgänge so wichtigen Faktor auf, dass die beiden Konturen zusammen in einer vergrösserten Figur nochmals eingezeichnet worden sind. Es lassen sich dabei eine allgemeine Verlagerung ins Lumen hinein und eine merkwürdige Unregelmässigkeit nahe der labialen Schwelle erkennen. Beide Erscheinungen sind das Resultat derselben Gesetzmässigkeit:

Das physikalische Prinzip, welches eine quer zum Luftstrom gerichtete differenzierte Vorwölbung der Membranfläche ermöglicht, ist der BER-

(1): 163

(2): 76, 141, 179

Abbildung 18: DER BERNOULLI - EFFEKT. (Die Konturen aus den Figuren 16 f und g sind für die detaillierte Erläuterung der physikalischen Vorgänge in dieser Darstellung zusammen und vergrößert abgebildet, Erklärungen im Text.)



NOULLI - EFFEKT. Also die Tatsache, dass sich, falls eine bestimmte Luftmenge in Bewegung gerät ($v_2 > v_1$), deren senkrecht zur Beschleunigungsrichtung wirksamen Druckkomponenten verringern ($p_2 < p_1$). Dieses Naturgesetz lässt zum Beispiel zwei Pingpongbälle, die nahe beieinander auf einer Tischfläche liegen, scheinbar paradoxerweise zusammenprallen, falls ein scharfer Luftstrom zwischen ihnen hindurchgeleitet wird.

Nun werden die beobachteten Veränderungen im Modellversuch verständlich:

Durch die Beschleunigung der Luftmenge kommt es im ganzen Gebiet unter und hinter der Membran zu einer Druckabnahme, so dass sich die Stimmhaut insgesamt ein wenig weiter nach diesen Regionen hin vorwölbt. Am Punkt der stärksten Verengung ist die Geschwindigkeit der Strömung am grössten und damit ebenfalls die Verringerung der dort nach den Seiten hin wirkenden Druckanteile. Deshalb formt sich an dieser Stelle eine besonders auffällige gegen das Labium gerichtete Kuppe aus.

Könnte der BERNOULLI-Mechanismus seine Wirkung ungehindert entfalten, würde sich der Stimmspalt praktisch vollständig schliessen. Denn wenn dieser Prozess einmal in Gang gekommen ist, verläuft er gewöhnlich mit eigengesetzlicher Zwangsläufigkeit zu Ende: Der Luftdurchfluss führt zu einer lokalen Druckabnahme. Das entstehende Vakuum zieht die Membranfläche ins Lumen hinein nach, wodurch sich der Querschnitt zusätzlich verringert und die Fliessgeschwindigkeit noch einmal ansteigt. Der damit einhergehende neuerliche Druckabfall würde die Stimmhaut ein weiteres Stück nach innen ziehen und so fort. Im Modellversuch mit sehr dünnen Gummimembranen kann es leicht zu einem solchen Verschluss der Stimmritze kommen. Dabei reisst dann der Gummi eher im ersten Drittel der Fläche, wo er sich dem Luftstrom direkt entgegenstellt, mitten durch, als dass die Membranfalte etwa in der Strömungsrichtung abgetrieben würde. Doch einer derartigen Entwicklung sind im natürlichen Fall bald Schranken gesetzt. Durch die Feinstruktur der Pauken-

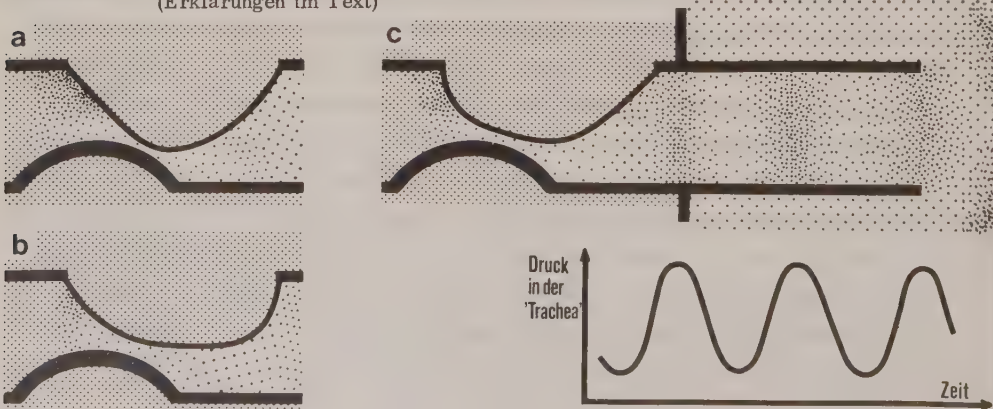
haut ist deren Dehnbarkeit relativ eng begrenzt. Mit zunehmender Verlängerung der Membran stellen sich deshalb den BERNOULLI-Kräften schnell anwachsende elastische Gegenkräfte entgegen und bieten der Vorwölbung Einhalt.

6) Der Ablauf der Schwingbewegung

Damit jetzt eine periodische Membranbewegung einsetzen kann, müssen fortwährend quer zum BERNOULLI-Effekt gerichtete dynamische Kräfte mit jenem in Wechselwirkung treten. Nach Indizien für die Existenz solcher Komponenten braucht man nicht lange zu suchen: Offensichtlich befindet sich der Punkt maximaler Auslenkung bei der Abbildung 19 b verglichen mit 19 a (entsprechend 16 g), ein Stück weit in der Strömungsrichtung verschoben. Dieser Umstand ist leicht zu erklären. Denn sowohl der durch den Aufstau vor der Stimmritze bewirkte relativ hohe Druck wie auch der rasche Luftstrom zwischen jener hindurch zeigen die Tendenz, sich ihnen in den Weg stellende Hindernisse wegzudrücken.

Dies ist nun der Strömung an der Stelle der stärksten Verengung in der Phase b nicht nur vollständig gelungen; sondern sie vermag die Kuppe darüber hinaus anscheinend der ganzen Membranfläche entlang vor sich herzutreiben. Dennoch wird der Stimmspalt dabei nur für einen kurzen Augenblick in vollem Umfang freigegeben (b). Schon wirkt sich nämlich der aus dem stellenweisen Abfluss des Staus vor der Membran resultierende dortige Druckabfall aus. Er zieht den seit dem Wegdrängen der ersten Kuppe ohnehin recht schlaffen vorderen Teil der Stimmhaut wieder halbwegs gegen das Labium heran (c). Dadurch ergibt sich dort eine neuerliche Verengung, an der die Fliessgeschwindigkeit beträchtlich zunimmt und mit ihr der BERNOULLI-Effekt. Dieser führt zur Ausprägung eines weiteren Wellenberges entsprechend der Position a, der sich dem Luftstrom in den Weg stellt und mit ihm wegtransportiert wird (b) und so weiter und so fort.

Abbildung 19: DIE PERIODISCHE SCHWINGBEWEGUNG UND MODULATION DES LUFTSTROMES
(Erklärungen im Text)



Die regelmässigen Schwankungen im Querschnitt der Stimmritze verursachen einen fortlaufenden Wechsel der Durchflussmenge und formen dadurch Schallwellen aus mit typischen Folgen von Verdichtungs- beziehungsweise Verdünnungszonen (c).

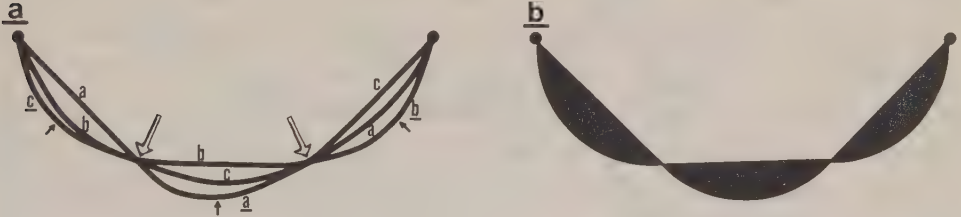
b) Merkmale im Schwingungsverlauf von Membranklängen

Die sorgfältige Betrachtung der besonderen Eigenschaften solcher im weiteren 'Membranklänge' genannten Tongemische zeigt Ansätze auf zur Abklärung vieler ungelöster Probleme der Vogelstimme.

1) Gesetzmässigkeiten der Membranschwingung

In der Abbildung 20 a erscheinen nochmals die drei Phasen aus den Abbildung 19, diesmal exakt zu einer einzigen Figur übereinandergelegt. Dabei springen stärker noch als die verschobenen Schwingungsbäuche (kleine Pfeile) die beiden Stellen ins Auge, an denen sich die Membran über-

Abbildung 20: DAS AUFTRETEN VON KNOTENLINIEN. a) Die drei Phasen aus der Abbildung 19 übereinandergezeichnet; kleine Pfeile = Lage der jeweiligen Maxima der Auslenkung; grosse Pfeile = Knotenlinien. b) Schwarz ausgefüllt erscheinen die Bereiche, welche durch die Vibration der Membran überstrichen werden.



haupt nicht zu bewegen scheint (grosse Pfeile). Dieser Effekt ist nun keineswegs das Resultat eines Zufalls oder einer bewussten Konstruktion. Sondern auch wenn beliebig viele zeitlich gegeneinander verschobene derartige Momentaufnahmen zur Deckung gebracht werden (Abbildung 20 b), bleiben diese Schwingungsknoten bestehen.

Es wird also ersichtlich, dass die im letzten Abschnitt des vorangehenden Kapitels gegebene Erklärung der Schwingungserzeugung nicht alle Aspekte des Bewegungsverlaufs korrekt wiedergibt. Die Luftströmung jagt in Wirklichkeit gar keine Vorwölbung über die Stimmhaut. Sondern weil ihr das bedeutend leichter fällt, drückt sie den vordersten Teil lediglich nach hinten durch. Bei einer günstigen Konstellation von Zeit- und Materialkonstanten sowie anderen Faktoren kommt es dann zur Ausprägung einer bestimmten ganzzahligen regelmässigen Aufteilung der Struktur. Gleichzeitig werden die ein-

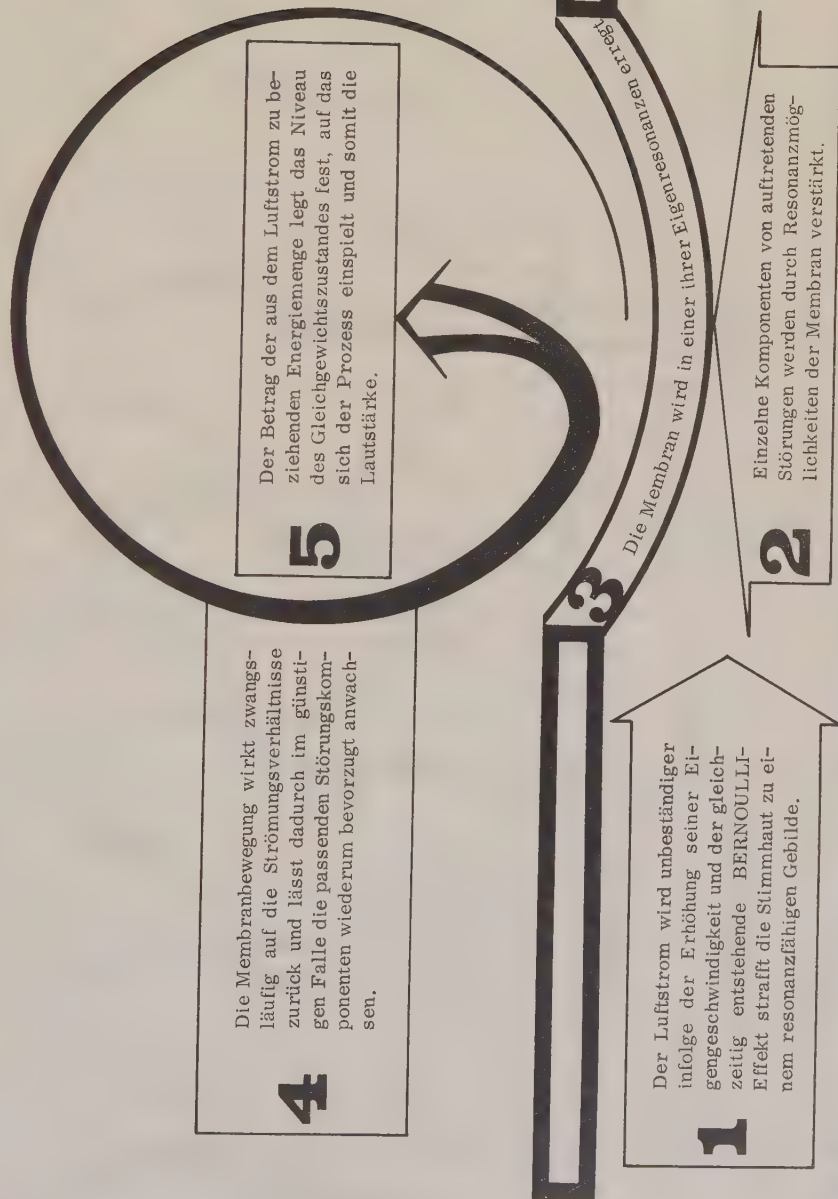
zelnen Teilbereiche im Erfolgsfalle von Ausgleichvorgängen erfasst und ebenfalls zu entsprechenden Bewegungen angeregt. In diesen Erscheinungen kommt das Phänomen der Resonanz zum Ausdruck.

So zeigen die Membranen bei ausreichendem Spannungszustand allgemein eine Tendenz, auf irgendwelche angreifenden Impulse mit einigen solchen auf die ganze Fläche übergreifenden aber schnell ausklingenden Schwingbewegungen zu reagieren. Tritt die Störung fortgesetzt auf oder wird sie gar in einem Rückkoppelungsprozess durch die Bewegung der Stimmhaut selbst von neuem ausgelöst (vgl. IV/A/a/6), so kann die letztere in einer ihrer zahlreichen Resonanzen zu einer andauernden Schwingung aufgeschaukelt werden. Die einzelnen Phasen dieses Vorganges sind im Schema der Abbildung 21 noch etwas detaillierter angegeben. Der zuletzt erläuterte Mechanismus stellt eine ergänzende zweite Erklärungsmöglichkeit für die Entstehung von Schallschwingungen im Vogelstimmorgan dar.

Die Anzahl und Lage der vorgeführten Teilungsstellen (Abbildung 20) ist durch physikalische Gesetzmässigkeiten genau festgelegt. Eine Fläche von einer bestimmten Geometrie kann in einem konkreten Fall immer nur mit gewissen Bereichen in freier Schwingung vibrieren. Dazwischen liegen sogenannte Knotenlinien, entlang denen die Struktur in Ruhe verharrt. Die Kolonne links ausen in der Abbildung 22 gibt drei Beispiele wieder für solche Knotenlinienbilder von elliptischen Membranen. Im Modellversuch überwiegen naturgemäss Aufteilungen mit quer zum Luftstrom gerichteten Trennlinien. Aber auch die weiteren theoretisch möglichen Geometrien mit einer Verteilung der Knoten in der Längsachse und auf konzentrischen Ellipsen sind nicht ungewöhnlich. In solchen Situationen treten dann unter Umständen heftige Bewegungen in der Ebene des Stimmspaltes und quer zum Luftstrom auf. Da diese eher die Lage als das Ausmass der Verengungen im Bereich der Stimmritze variieren, reicht ihr modulierender Einfluss nicht ganz an denjenigen der zuerst beschriebenen Muster heran.

Die Anzahl der (mathematisch) möglichen Aufteilungen oder Resonanzen bestimmt die mit einer gegebenen Membranfläche theoretisch erzeugbaren Schwingungsfrequenzen. Wenn nun die Vogelstimmhäute diesen Gesetzen unmittelbar folgen würden, könnte ein Vogel nur relativ wenige und mit einander erst noch harmonisch direkt verwandte Töne von sich geben. Die aufgezählten Beschränkungen gelten aber in strenger Weise einzig für eine sogenannte ideale Membran. Sie sind mit andern Worten für die Vogelstimme eher von zweitrangiger Bedeutung, weil im Falle der Paukenhäute manche der physikalischen Voraussetzungen auch nicht annähernd erfüllt sind;

"Die theoretische Membran ist eine vollkommen biegsame und unendlich dünne Lamelle von fester Substanz von gleichförmigem Material und ebenso Dichte. Ferner ist die Lamelle nach allen Richtungen durch eine Spannung gestreckt, die so gross ist, dass sie während der betrachteten Schwingungen und Verschiebungen ungeändert bleibt." (1)



Trotz all diesen Einschränkungen werden nachweislich viele Aspekte der Membranklänge durch die charakteristischen Eigenschaften der schwingenden Flächen entscheidend geprägt.

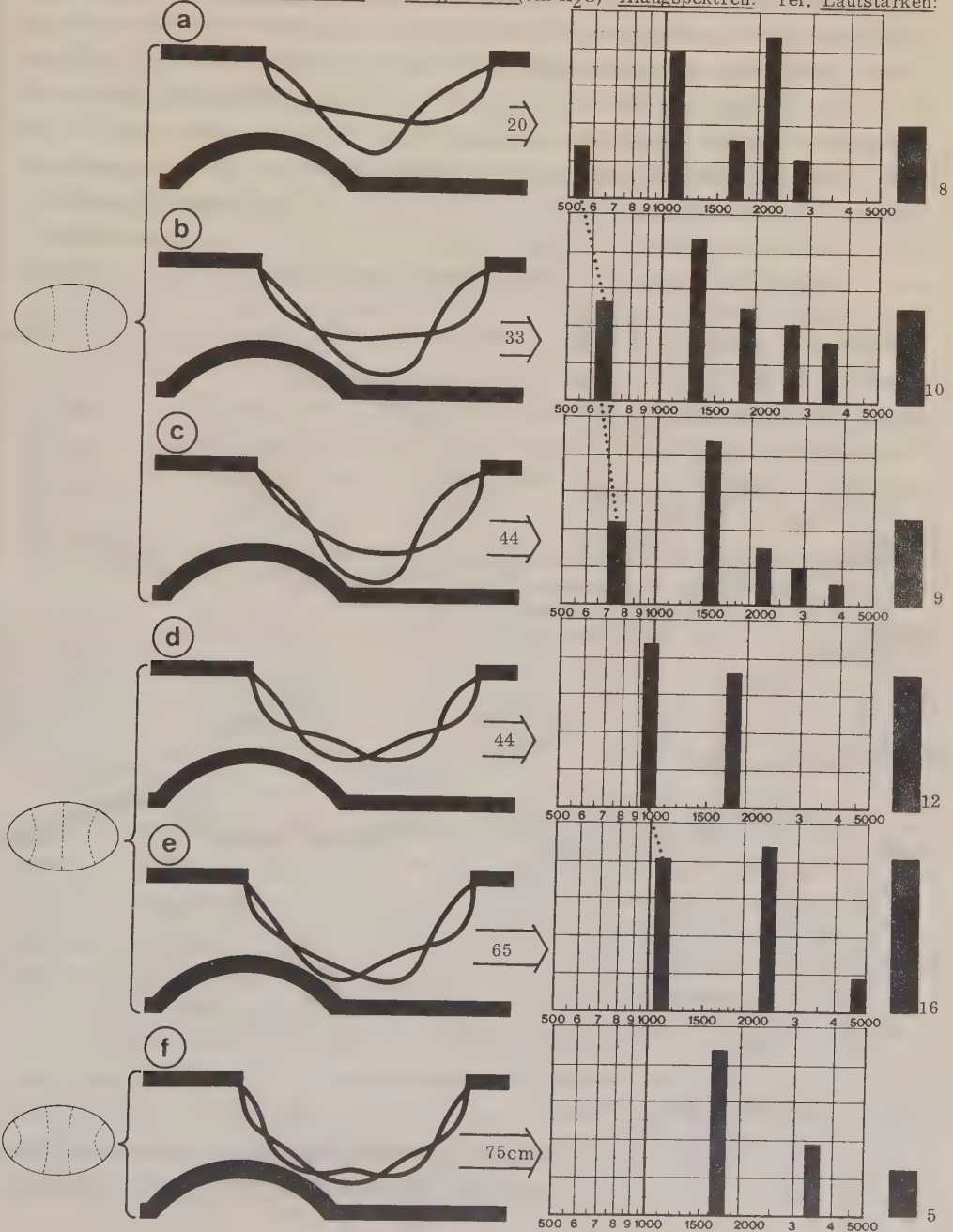
2) Eigenschaften der Bewegungsformen

Mit den praktischen Auswirkungen der im letzten Abschnitt kurz beleuchteten Gesetzmässigkeiten wird man bei der Untersuchung von Membranklängen laufend von neuem konfrontiert. Einen guten Ueberblick darüber, wie vielfältig jene in Erscheinung treten können, bietet die Zusammenstellung unter der Abbildung 22. Es sind dort jeweils nur die beiden extremen Positionen der Stimmhäute entsprechend den unteren und oberen Begrenzungslinien in den Abbildungen 20 gezeichnet. Die einzelnen Figuren vermitteln einen Eindruck von der Entwicklung im Bewegungsablauf einer Membran bei stufenweiser Verstärkung des Luftflusses; in diesem Fall erzielt durch eine graduelle Erhöhung der Saugwirkung von der Luftröhrenseite her. Die ganze Serie schliesslich weist nahezu alle wesentlichen Merkmale auf, welche auch rein akustische Analysen der Vogelstimme zwar nachweisen, aber verständlicherweise nicht eigentlich erklären können.

Von einer Situation mit zwei ausgeprägten geradzahligen Obertönen (a) geht das Klangbild in b zu einem Spektrum über, das jenseits der zweiten Harmonischen kontinuierlich abfällt. Die zunehmende Behinderung grosser Auslenkungen durch das Labium führt in c zu einem geringen Rückgang der Lautstärke, die dann bei gleichen Druckbedingungen zusammen mit der Grundfrequenz unvermittelt eine sprunghafte Anhebung erfährt (d). Bis zu diesem Punkt hat sich offensichtlich die Frequenz der 'Grundresonanz' solcher Membranflächen (Dreiteilung) durch die zusammen mit dem Druckunterschied angestiegene Spannung der Stimmhaut mitziehen lassen. Bei ihrem Ausfall ist dann sogleich die nächstfolgende, prinzipiell höher eingestimmte, quergeteilte Resonanz zum Tragen gekommen. Der hierbei beobachtete Frequenzsprung (grosse Terz) entspricht übrigens fast exakt den Berechnungen für eine ideale elliptische Membran (1). Die engere Einteilung ermöglicht jetzt in allen vier Halbwellen ziemlich ungehindertes Schwingen, was unter anderem die ansehnliche Lautstärkenzunahme von c nach d erklärt. Der Wechsel in der Geometrie der Flächenteilung verursacht neben dem Frequenzsprung auch ein ganz anderes Obertonspektrum, das praktisch nur noch die zweite Harmonische enthält. Eine weitere Steigerung des Luftdurchflusses führt zunächst nochmals zu einer Lautstärkenerhöhung und gleichzeitig wiederum zu einer Verzerrung der Unterteilung, welche für die Amplitudenumverteilung innerhalb der Teiltöne sowie das unerwartete neuerliche Auftreten eines dritten solchen verantwortlich zu machen ist (e). Schliesslich bricht diese heftige Schwingung plötzlich ab, und wegen der Nähe zum Labium vermag sich nur noch eine höherfrequente Vibration mit kleiner Amplitude zu behaupten (f). Der letzte Sprung von einer Resonanz zur nächsten lässt zugleich den übrig gebliebenen Oberton im Verhältnis zur Grundtonlautstärke auf etwa ein Drittel zurückfallen.

Abbildung 22: DIE ENTWICKLUNG DER QUALITAET DER MEMBRANKLAENGE
IN ABHAENGIGKEIT VOM LUFTDURCHFLUSS. (Erklärungen im Text)

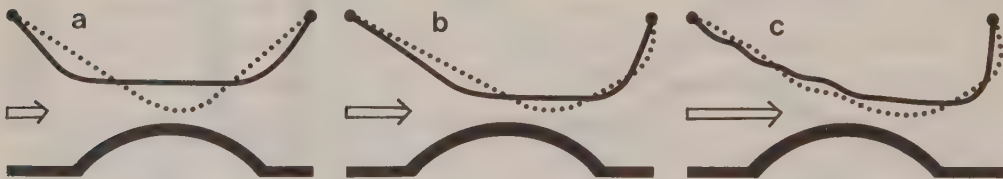
Knotenlinien: Bewegungsabläufe: Saugstärken(cm H₂O) Klangspektren: rel. Lautstärken:



Ein entsprechendes gesetzmässiges Springen von einem Teilungsverhältnis zum andern wird vor allem bei einfach geformten und gleichmässig gespannten Membranen mit guten Resonanzeigenschaften auch am anatomischen Präparat oder unter natürlichen Gegebenheiten beobachtet. Häufiger aber verharret die kontinuierliche Tonhöhenentwicklung bei den Nichtsingvögeln in einem engen Bereich von meist nur Bruchteilen einer Oktave. Weitabliegende Frequenzen werden dann durch eine in der Regel deutlich abgesetzte stark veränderte Phonationssituation erreicht. Ungewöhnliche Bewegungstypen von lose aufgehängten oder besonders uneinheitlich zusammengesetzten Mechanismen vermögen sich den beschriebenen Auflagen weitgehend zu entziehen (vgl. Erläuterungen zur Abbildung 27 b). Den Singvögeln gelingt letzteres trotz relativ starr eingespannten, hauchdünnen und sich somit physikalisch nahezu ideal verhaltenden Membranen auf dem Weg über komplexe Steuervorgänge in noch viel weiterem Umfang (IV/B/b/3 + Abbildung 26 a).

Als alternative Verhaltensweise zu den Beispielen unter Abbildung 22 bei Behinderung der Schwingbewegung einer Stimmhaut durch das Labium wird in der Abbildung 23 der Fall einer besonders langen, stärker durchhängenden Modellmembran vorgestellt. Bei ihr wird die verbreitete Tendenz zur Verschiebung des Schwingungsmaximums in der Strömungsrichtung und von der engsten Stelle weg besonders deutlich. An grösseren Paukenhäuten von Vogelstimmorganen ist sie in analoger

Abbildung 23: SCHWINGVERHALTEN EINER BESONDERS LANGEN MODELLMEMBRAN
(Pfeile = Mass für den Luftdurchfluss)
Klangeindruck bei a: leise, rein; kaum Obertöne
b: laut, schrill; harmonische Teiltöne
c: sehr laut, schmetternd; subharmonische und harmonische Teiltöne.



Weise erkennbar. Darüber hinaus finden sich auffällige unharmonische Flutterbewegungen am Anfang der Fläche. Aber auch die geordneten Bewegungsabläufe am andern Ende werden zunehmend verzerrt. Solche Erscheinungen sind wohl gleichermassen für die stark hervortretenden geräuschhaften Unreinheiten bei der lauten Phonation grosser Vögel von vorrangiger Bedeutung.

3) Besondere Einflüsse am Stimmorgan

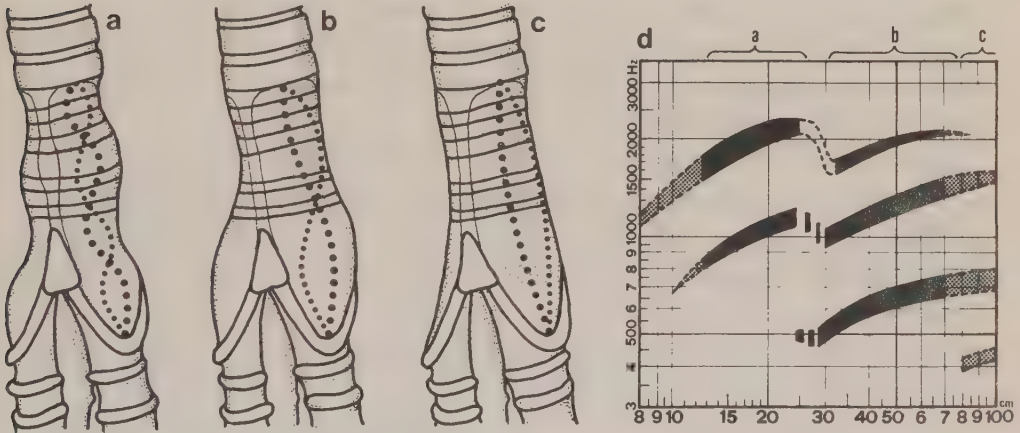
Abrupte Sprünge innerhalb einer ansonsten recht kontinuierlichen Frequenz- und Klangentwicklung, wie sie im dargestellten Modellversuch (Abbildung 22) von c nach d und von e nach f stattfinden,

haben ihren Grund nicht ausschliesslich in den vorwiegend durch die Geometrie der Paukenhäute bestimmten Resonanzverhältnissen. Sondern Behinderungen des Bewegungsablaufs durch membranfremde Strukturen (Labien, Knorpelspangen etc.) sind oft von unmittelbar auslösendem Einfluss. Eine aussergewöhnliche Umgebung oder Beschaffenheit der Stimmhäute kann beispielsweise einzelne unvermittelte Wechsel zu tieferen Tönen trotz gesteigertem Luftfluss zur Folge haben. Wo bestimmte Störfaktoren unregelmässig eingreifen oder gar in die Membranen selbst integriert sind, können besonders drastische Effekte auftreten.

Die Hühnersyrinx vermittelt bei entsprechender Einspannung eine sehr instruktive Illustration dieses Tatbestandes (Abbildung 24).

Abbildung 24: ENTWICKLUNG DER SCHWINGBEWEGUNG EINER HUEHNERMEMBRAN

a, b, c = Skizzen des Schwingungsverlaufs (Druckwerte in cm H₂O, Aussendruck = Bronchiendruck)
d = Schema der Obertonentwicklung; oben sind die jeweils entsprechenden Bewegungstypen gekennzeichnet.



Bei niederen Drucken schwingen die beiden Hälften unterhalb und oberhalb der nur andeutungsweise entwickelten mittleren Knorpelspange gleichsinnig ungefähr entsprechend einem normal Membranschema mit Viererteilung (a). Bei steigendem Druck wird die Vibration heftiger und die beiden Schwingbewegungen sind bald derart stark, dass sie die engen Grenzen ihrer Halbflächen immer weiter überschreiten. Es überlagert sich so ein zusätzlicher grosser Modus, bei dem die Membranhälften entgegengesetzte Stellungen einnehmen (b). Die ursprüngliche Bewegung - mit ihrer gegenüber der neuen Grundfrequenz doppelten Schwingungszahl - tritt bei weiter steigenden Drucken mehr und mehr zurück. Im Uebergangsbereich zwischen diesen beiden Schwingungstypen pendelt die Membran unkontrolliert zwischen der einen und anderen Bewegung hin und her. Dies hört sich an wie das Stottern eines Blasinstrumentes, wenn ein Anfänger eine andere Oktave nicht mit dem richtigen Druck anzublasen versteht. Bei noch höheren Druckwerten kann es dann sogar

geschehen, dass die Fläche ihre strukturbedingte mittlere Knotenlinie missachtet und als Ganzes gleichmässig bauchig durchzuschwingen beginnt, was einem weiteren Oktavsprung nach unten gleichkommt (c). Die ausgezogenen Teilkurven in 24 d zeigen die zu den beobachteten Schwingungsbildern gehörende, ab Tonband ausgewertete Frequenz- und Amplitudenentwicklung der verschiedenen Teiltöne. Die schraffierten Verlängerungen extrapolieren den Verlauf entsprechend den bei anderer Gelegenheit an der Hühnersyrinx registrierten extremen Varianten.

4) Der Stimmbruch bei heranwachsenden Vögeln

Manche Nicht-Singvögel zeichnen sich dadurch aus, dass es bei ihnen im Jugendstadium trotz einer recht gleichmässigen Syrinxentwicklung plötzlich zu einem eigentlichen 'Stimmbruch' kommt. Dabei sinkt nicht nur die Tonhöhe schlagartig ab, sondern auch der Klang der Lautäusserungen wechselt gleichzeitig von einem rein klingenden Piepsen zu einem heiseren Krächzen. Eine Zeitlang können sogar beide Formen ohne Uebergänge nebeneinander vorkommen (1).

Dieses Phänomen hat bis heute jedem Erklärungsversuch widerstanden. Doch die Diskussion der Vorgänge in den letzten Abschnitten hat gezeigt, dass sich die Theorie der Membranklänge in solchen Fällen förmlich anbietet:

Die Paukenhäute sind bei Entenküken anfänglich noch verhältnismässig dick (2). Ihre verglichen mit der adulten Membran relativ grosse Biegesteifigkeit begünstigt höherzahlige Aufteilungsverhältnisse der Stimmhaut. Denn bei diesen sind bedeutend schwächere Umwölbvorgänge erforderlich. Sie laufen weitgehend in einfacher, regelmässiger Form ab und führen so zu einem ziemlich reinen Ton.

Hat die Membran beim erwachsenen Vogel das Minimum ihrer Dicke erreicht, setzen sich durchwegs möglichst kleinzahlige Teilungen durch, was einer Grundtendenz von schwingenden Flächen entspricht. In dieser Situation sind jedoch die Ausgleichvorgänge zwischen Minima und Maxima schwerer zu bewerkstelligen. Die Längengewinne der durchgestreckten Abschnitte gegenüber den vorgewölbten können nur 'reibungslös' aufgefangen werden, wenn das für die Stimmhäute als Gesamtheit gefundene Unterteilungsprinzip über mehrere Stufen bis zu immer kleineren Einheiten weiter getrieben wird. Das heisst, ein einzelner Schwingungsbauch verhält sich jeweils wie die ganze Membran und gliedert sich ebenfalls in einzelne Teilbereiche auf, von denen besonders die vorgewölbten Abschnitte sich gleichermassen verhalten und so fort. Dieser Umstand schafft eine Vielzahl von kurzen Streckenabschnitten, die nun mit erheblich grösseren Winkeln aneinanderstossen. Dadurch können solche Teile viel eher in untereinander jeweils spiegelbildlicher Weise um eine gerade Mittellinie herum pendeln. Die kleinsten Bewegungsabläufe nähern sich somit der physikalisch idealen Schwingungsform an (Sinuswelle). Allerdings treten so entsprechend viele Obertöne auf, oder, anders ausgedrückt, reiche sogenannte harmonische Spektren. Letztere hören sich im Gegensatz zu ungegliederten Grundschwingungen hart und geräuschhaft an.

Zum Zeitpunkt des Stimmbruchs erscheint die Paukenhaut schon zu einer mässig dünnen Struktur auseinandergestreckt. Darum halten sich dort die Vorteile, welche die höhere Aufteilung infolge der geringeren notwendigen Biegungen aufweist und die allgemeine Tendenz jeder Fläche, mit der niedrigst möglichen Teilung zu schwingen, gerade die Waage. Deshalb kann die Lautgebung unvermittelt zwischen der Situation der schnelleren, einfachen und darum rein klingenden Vibration von geringer Länge sowie Auslenkung und einer erheblich stärker flatternden, langsameren Schwingung hin und her fallen. Dieser heftigere, grossflächigere Prozess ist wie besprochen vielfach aufgeteilt und führt dadurch zu einer obertonhaltigen, rauheren Stimme.

Ein weiteres publiziertes Untersuchungsergebnis stützt die geäusserte Auffassung: Wird Entenjun- gen vor dem Stimmbruch der claviculäre Luftsack aufgestochen, so kommt es augenblicklich zu einer klanglichen Veränderung, die ganz an den Stimmbruch erinnert (1). Wie auch aus der Serie in der Abbildung 22 mehrfach hervorgeht, begünstigt eine verstärkte Spannung als Resultat grosser Druckwirkung allgemein hochzahlige Aufteilungen. Wird also der Luftsack perforiert, geht die Biegeungssteifigkeit gleichsinnig mit dem durch den Druckverlust hinter der Paukenhaut bewirkten Spannungsabfall zurück, ganz ähnlich wie beim natürlichen Stimmbruch als Folge der Membranverdünnung. Das generelle Absinken der Tonhöhe bei heranwachsenden Vögeln ist ein direkter Ausdruck der Ausdünnung der Paukenhaut, welche mit dem umfassenden Wachstum des Atemtraktes zwangsläufig einhergeht.

Im Zusammenhang mit dem geschlechtlichen Reifungsprozess kommt es oft zu drastischen Stimm- änderungen, wie beispielsweise Frequenzverschiebungen über mehrere Oktaven im Falle der Tau- ben (2). Hierbei handelt es sich in der Regel um hormonal gesteuerte, nervenphysiologisch beding- te Wandlungen im Stimmverhalten, welche demzufolge durch Entzug oder Verabreichung von Hormonen im Experiment gezielt ausgelöst werden können.

5) Die Kopplung von Tonhöhe und Lautstärke

Bei den Singvögeln überwiegt in den Gesängen meistens der Anteil relativ reiner Töne (II/A/c/1). Dafür sind, wie später gezeigt werden wird (IV/B/b/3), überwiegend präzise Steuerleistungen ver- antwortlich. In geringem Umfang begünstigen auch die kleinen Abmessungen und eine im Verhält- nis hohe Festigkeit dieser Paukenhäute einfachere und damit wohlklingende Bewegungsabläufe. Die Lautäusserungen umfassen in der Regel einen Grundfrequenz-Umfang von mehreren Oktaven (IV/B/ b/4). Genaue akustisch-statistische Methoden fördern nun ein auffälliges Phänomen zutage (Abbil- dung 25) (3):

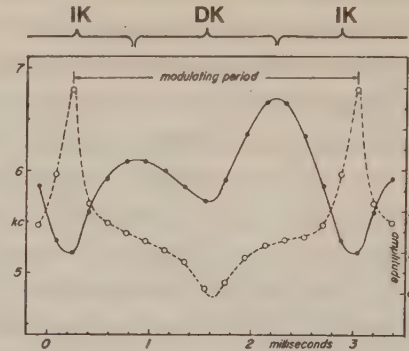
Unterhalb einer optimalen Tonhöhe nimmt die Lautstärke gleichsinnig mit der schneller werden- den Schwingbewegung zu. In diesem Bereich ist die Kopplung zwischen den beiden Grössen also 'direkt'. Oberhalb dieser günstigsten Frequenz nehmen die Amplituden der höher werdenden Töne

Abbildung 25: DIE KOPPLUNG VON TONHOEHE UND LAUTSTAERKE (ausgewertet an einem kurzen Gesangsausschnitt einer Singammer; aus GREENEWALT 1968)

Kreise = Momentan-Frequenzen

Punkte = jeweilige Lautstärken

oben ist der Bereich direkter Kopplung mit DK bezeichnet, die Abschnitte indirekter Kopplung sind mit IK markiert. Der Umschlagspunkt von einer Kopplungsart zur andern und damit das 'physiologische Optimum' liegt in der dargestellten Stimmsituation bei rund 5,4 kHz.



dagegen wieder ab, die Kopplung wird 'indirekt'. Zuweilen ist über den ganzen Tonhöhenbereich entweder nur ein direkter oder aber andererseits nur ein indirekter Zusammenhang festzustellen. Dann wird angenommen, dass das physiologische Optimum des Stimmechanismus im ersten Fall unterhalb, im zweiten oberhalb des Gesangsspektrums liegt.

Aus der Darstellung der charakteristischen Eigenschaften von Membranklängen (IV/A/b/2) gehen einige wichtige Hinweise für das Verständnis des Kopplungseffektes hervor:

Unterhalb der günstigsten Frequenz muss die Paukenhaut recht lose durchhängen, um langsame, vollständige Schwingungen zu ermöglichen. Ein entsprechend geringer Spannungszustand ist - abgesehen vom Einfluss direkter mechanischer Kräfte von aussen - zwar primär lediglich Ausdruck geringer Luftdruckdifferenzen über der Membran. Aber der Durchfluss muss ebenfalls klein bleiben, damit solche Bewegungsformen sauber zum Tragen kommen können. Sonst wird eine Stimmhaut in diesem schlaffen Zustand stark mit der Strömung abgetrieben, wodurch sich der Modulationsgrad des Luftstromes verschlechtert und zudem ein ungeordnetes Flattern überhand nimmt (vgl. Abbildung 22). Weiter werden grossflächige Bewegungen durch den Luftwiderstand besonders stark behindert. Auch unter günstigsten Bedingungen treten selbst bei den relativ leisen tiefen Tönen meistens noch zahlreiche Obertöne auf, wie sie für die Grundresonanz einer Membran typisch sind (vgl. Abbildung 26 c).

Auf der andern Seite sind die erzielbaren Auslenkungen allgemein umso geringer, je höhere Resonanzen zur Wirkung gelangen. Damit solche überhaupt auftreten können, ist eine straff gespannte Paukenhaut nötig und der Anregungsmechanismus hat sehr gezielt in einem kleinen Flächenabschnitt anzusetzen. Die Verwirklichung der ersten Voraussetzung ist praktisch immer mit einer stärkeren Vorwölbung der Membran ins Lumen hinein verbunden. Sie führt deshalb sozusagen automatisch zu einer schmalen Stimmritze, welche dann in der Regel die zweite Bedingung erfüllt. Meist wird so nur ein begrenzter Bereich der Stimmhaut voll von der Vibration erfasst. Die

Durchflussmenge beziehungsweise die Modulationswirkung bei derart kleinen Schwingbewegungen ist entsprechend bescheiden. Weiter wirkt sich die Dämpfung durch das tracheale Volumen und die Luft insgesamt bevorzugt auf die hohen Frequenzen aus. Die Lautstärke bricht also mit steigender Tonhöhe immer mehr zusammen.

Die vorgeschlagene Erklärung des Kopplungsphänomens weist allen anderen Hypothesen gegenüber zwei gewichtige Vorteile auf (1): Einerseits lässt sich der ganze Prozess im Modellversuch verfolgen. Und andererseits geht hierbei in jeder Situation das zur Verfügung stehende Atemvolumen optimal in die Schallerzeugung ein. Die Reduktion der Lautstärke braucht also gar nicht das Produkt irgend einer ausgesprochenen physiologischen Fehlleistung zu sein, wie verschiedentlich angenommen wird.

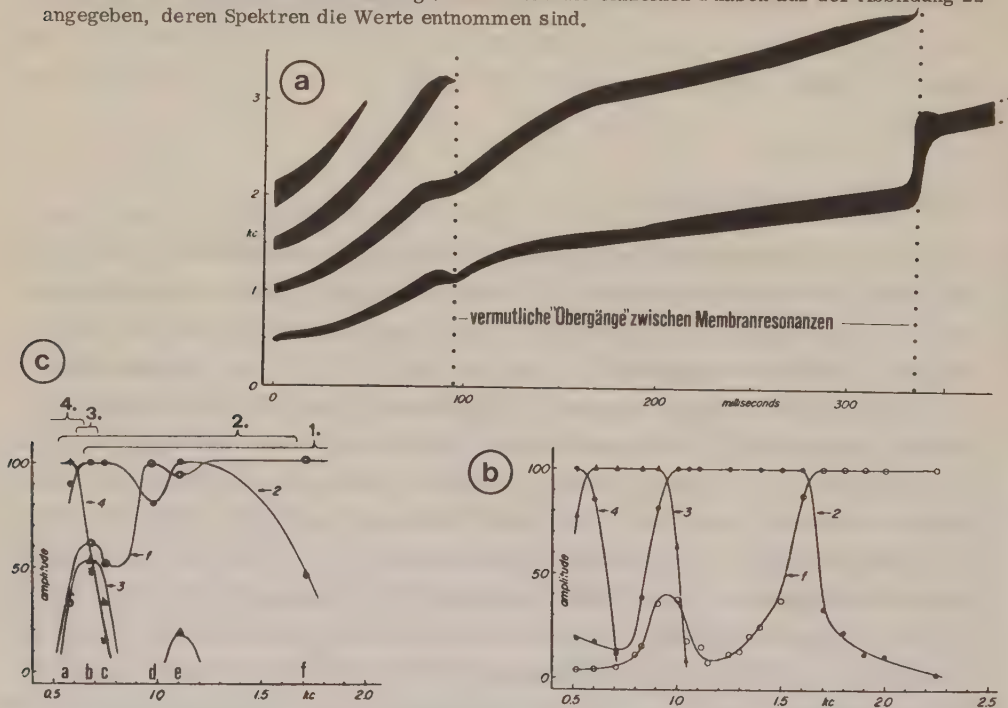
6) Obertonentwicklung und Harmonie

Eine - wie das zuletzt diskutierte Kopplungsverhalten - ebenfalls von GREENEWALT (1968) aufgedeckte gesetzmässige Beziehung zwischen der Grundtonhöhe eines Klanges und dem Lautstärkenschwerpunkt innerhalb seiner Obertonreihe (Abbildung 26 a + b) findet gleichermassen ihre Parallele im Modellversuch (Abbildung 22 + 26 c). Während die Grundfrequenz im letzteren von a nach f fortgesetzt ansteigt, verschiebt sich das Amplitudenmaximum von der vierten (a) über die zweite (b, c) immer mehr auf die erste Harmonische (d). Diese, also der Grundton selber, repräsentiert schliesslich in f neben dem einzigen noch schwach vertretenen Oberton den überwiegenden Teil der Schalleistung. Dieses wohl eigentümlichste und am schwersten verständliche Phänomen der Vogelstimme kann man sich auf folgende Weise erklären:

Eine bestimmte Teilschwingung der Paukenhaut tritt umso deutlicher in Erscheinung, je ausgeprägter sie um eine gerade Nullage herum vor und zurück zu pendeln vermag. Denn so ist ihr steuernder Einfluss (Ventilwirkung) auf den Luftstrom am stärksten. Bei hohen Frequenzen und damit auch Aufteilungszahlen verhält sich die Grundschiwingung noch weitgehend entsprechend dieser physikalischen Idealform. Je weiter nun aber die Tonhöhe abfällt, desto mehr komplizieren sich die Ausgleichsvorgänge. Die erheblichen Längenunterschiede zwischen Vorwölbung und durchgestreckter Position können dabei immer schlechter durch ein vollständiges einfaches Zurückschwingen einzelner Teilbereiche aufgefangen werden (vgl. auch das hierzu unter IV/A/b/4 Gesagte). Deshalb überwiegen für die Grundschiwingung und die ersten Obertöne Umlagerungen mit weitgehend in der Längsrichtung der Membran verbleibenden Bewegungskomponenten, welche den Luftdurchfluss nur schwach berühren. Derjenige Oberton, dem es als erster gelingt, eine einfache Vor- und Zurückwölbung zu verwirklichen, tritt damit wegen der guten Modulationswirkung dieses Bewegungstyps besonders hervor.

Abbildung 26: DIE KOPPLUNG VON FREQUENZ UND OBERTONENTWICKLUNG

- a) Sonagrammdarstellung eines aufsteigenden Glissandos eines Ani (*Crotophaga ani*) nach Angaben von GREENEWALT 1968.
- b) Relative Obertonamplituden im Vergleich zur Grundfrequenz f ; Ziffern = 2., 3. + 4. Harmonische; aus GREENEWALT 1968.
- c) Entsprechende Darstellung der Obertonentwicklung in Abbildung 22. Das Kurvenbild deckt sich prinzipiell gut mit demjenigen GREENEWALTs, wenn man berücksichtigt, dass im Modellversuch die 2. im Vergleich zur nur schwach auftretenden 3. Harmonischen stark dominiert. Oben in c) sind die Bereiche hervorgehoben, in denen die relative Amplitude der jeweiligen Harmonischen die 50%-Schwelle übersteigt. Unten sind die einzelnen Phasen aus der Abbildung 22 angegeben, deren Spektren die Werte entnommen sind.



Diese Gesetzmässigkeiten dürften neben den musikalisch ansprechenden Intervallen zwischen den verschiedenen Membranresonanzen einen der Gründe dafür darstellen, dass wir Vogelstimmen meistens als wohlklingend empfinden. Bei tiefen Frequenzen trägt nämlich ein gewisser harmonischer Obertongehalt viel dazu bei, dass wir einen Klang als angenehm oder 'voll' beurteilen. In höheren Lagen würde ein entsprechendes Spektrum dagegen als schrill und hart bezeichnet. Wie wir gesehen haben treten nun aber solche Teiltöne gegen die oberen Oktaven hin stetig zurück (Abbildung 26 a).

Im übrigen ist unser musikalisches Empfinden weitgehend an die Zeitauflösungskonstante unseres Ohres gebunden. Dieser Umstand macht ohne weiteres verständlich, dass umgekehrt bei Dressurversuchen Vögel mit ihrer sehr viel höheren Zeitdifferenzierung harmonische Intervalle aus der

Musik (Konsonanzen) gegenüber unharmonischen (Dissonanzen) nicht zu bevorzugen scheinen (1). Ein ganz anders gearteter 'musikalischer' Aspekt der Singvogelstimme ist ihr Transponiervermögen. Das heisst ihre Fähigkeit, Tonhöhenabstände in andere Frequenzlagen zu versetzen, ohne dabei die harmonischen Beziehungen zu verändern. Eine erstaunliche zentralnervöse Leistung also. (2)

7) Schwingungsformen anatomischer Präparate

Die bis jetzt besprochenen Mechanismen haben sich fast ausschliesslich auf Stimmritzen bezogen, welche auf ihrer einen Seite eine mehr oder weniger starre und auf der andern eine membranöse Struktur aufweisen. Ausser bei den Singvögeln sind aber auch Situationen mit zwei Membranen verbreitet (Abbildung 15 a, b, c, e).

Wo symmetrische Verhältnisse vorliegen, bestimmen die schon ausführlich geschilderten Prinzipien den Schwingungsvorgang in analoger Weise. Man kann sich etwa vorstellen, das Labium in den Querschnittzeichnungen des Modellaufbaus würde, bei etwas geringerer Vorwölbung ins Lumen, bis unter die Membran verschoben und durch eine ebensolche ersetzt. Die beiden Flächen bewegen sich dann genauso, wie wenn eine Symmetrieebene existieren würde, welche in der Ebene der Stimmritze gelegen ist und der Längsachse des Atemtraktes folgt. Das heisst, auf jeder Seite der gemeinsamen Verengung stehen sich jeweils spiegelbildlich die Vorwölbungen beider Membranen unmittelbar gegenüber. Einzig wenn sich die Maxima wechselseitig stark behindern, wandern die zwei Serien ein kleines Stück in unterschiedlicher Richtung auseinander und kommen dergestalt etwas gegeneinander versetzt zu liegen.

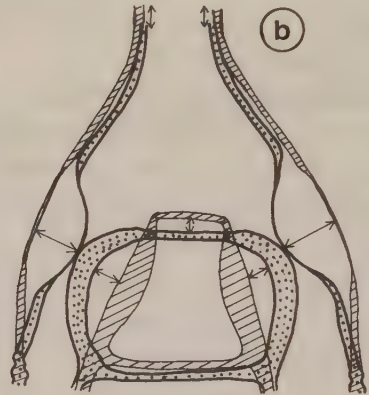
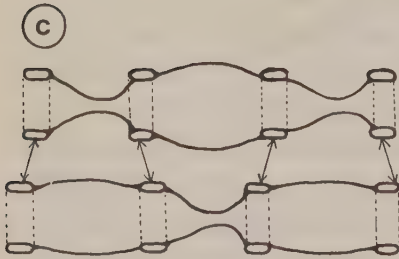
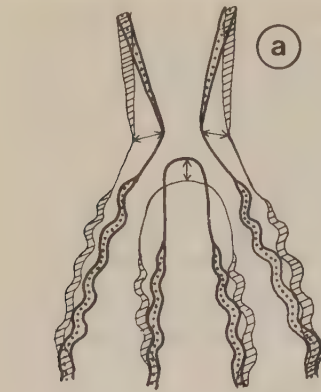
Beim HUEHNER-Typ wie auch in zahlreichen andern Fällen verhalten sich die Paukenhäute ungleichwertig. Die einen Membranflächen - hier die inneren - stellen dann beispielsweise in erster Linie die Stimmritze ein und folgen nur in geringem Mass den ausgeprägten Bewegungen der andern. An dieser Stelle muss besonders betont werden, dass sich selbst dort, wo die beiden Teile eines solchen Membranpaares extrem unterschiedliche Eigenschaften aufweisen, kein einziges Mal von einander unabhängige Schwingfrequenzen haben beobachten lassen. Eine Modulation der (Träger-)Schwingung der einen Stimmhaut durch harmonisch unkorrelierte Pulsationen der zweiten, wie sie manche Modellvorstellungen postulieren (3), scheint - wohl aus Gründen der starken wechselseitigen Koppelung - nicht aufzutreten.

Ein Beispiel für einen besonders komplexen Schwingungsvorgang, an dem praktisch sämtliche Teile der Syrinxregion mitwirken, liefert der Höckerschwan. Bei ihm verhält sich das untere Ende der Trachea recht nachgiebig. Alle Bronchienelemente sowie Membranflächen sind derart lose miteinander verbunden, dass beim tiefen 'honk'-Laut ein Ablauf nach Abbildung 27 a möglich ist. Fast in derselben Weise pendelt das Stimmorgan des Pelikans hin und her (Abbildung 27 b). Die

Abbildung 27: DER BEWEGUNGSABLAUF BEI DREI KOMPLEXEN SCHWINGUNGSFORMEN

a = Höckerschwan (*Cygnus olor*) juv. bei 340 Hz
b = Pelikan (*Pelecanus onocrotalus*) bis ca. 100 Hz
c = Heiliger Ibis (*Threskiornis aethiopica*) bei 900 Hz

Schraffierte Konturen bezeichnen den stärksten Streckungszustand, solche mit punktierter Signatur die Situation grösster Stauchung während den extremen Phasen der Schwingbewegung. Bei a+b sind diese Positionen übereinandergelegt, bei c nebeneinandergezeichnet. Pfeile geben die Bewegungen sich entsprechender Punkte wieder.



polsterartigen, mehrere Millimeter mächtigen inneren Paukenhäute gehorchen infolge ihrer schwammigen Beschaffenheit nicht mehr den üblichen Resonanzgesetzen der Membranschwingung. Unter einer durch ihre Massenträgheit bestimmten oberen Grenzfrequenz können sie mit jeder beliebigen Geschwindigkeit gegen die ihnen entgegenwippenden weich ausgebildeten äusseren Bronchienwände schlagen und dadurch Serien von heftigen, knatternden Lauten erzeugen. Einen anderen ähnlichen Fall stellt die Pendelbewegung von Trachealringen in der Längsrichtung der Luftröhre beim Heiligen Ibis dar, doch geht dieser Ablauf rund zehnmal schneller vonstatten (Abbildung 27 c).

c) Aktive Modulationsweisen

Als aktive Modulationsweisen kann man mehr oder weniger willkürliche Veränderungen im Lautgeschehen bezeichnen, die in der Funktion der Schallquelle selbst ihren Ursprung haben.

1) Lautstärken- und Tonhöhenänderungen

Als wirksamste Amplituden - Modulationsart (Lautstärkenschwankungen eines Tones;

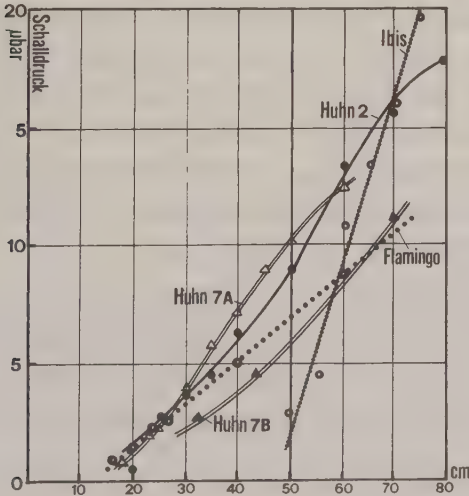
Crescendo, Diminuendo, Tremolo) kann man die Start-Stopp-Steuerung des ganzen Stimmgeschehens bezeichnen. Ein Beispiel dafür stellen die Glucklaute beim Huhn dar. Man hat dieses Lautmuster weitgehend auf die Wirkung der Abdominalmuskulatur zurückführen können. Dort lassen sich nämlich - bei kurzer Stimulation des Stimmzentrums im Hühnerhirn (vgl. IV/B/b/1) - direkt aus dem Zentralnervensystem stammende längerdauernde Serien von regelmässig wiederkehrenden Nervenimpulsen ableiten; und beim nicht immobilisierten Tier auch die entsprechenden Muskelpotentiale (1). Bei verschiedenen grösseren Vogelarten vermag man häufig selbst von blossen Auge exakt mit einer stossweisen Phonation korrelierte Bewegungen des Hinterleibes oder Schwanzes zu erkennen (vgl. Abbildung 34). Ob gleichermassen drastische Pulsationen der Singvogelstimme ebenfalls vornehmlich auf einer solchen vibrierenden Atemsteuerung basieren oder überwiegend auf anderen spezifischen Modulationsprinzipien ist noch ungeklärt (2).

Bei feiner dosierten Druckänderungen sind proportionale Lautstärkenschwankungen zu beobachten. Die Abbildung 28 a zeigt Kurvendarstellungen dieses Zusammenhangs für unterschiedliche Vogelarten, Individuen und geometrische Verhältnisse. Mit einer Lautstärkenzunahme ist immer auch eine Erhöhung der Schwingungszahl pro Zeiteinheit - also eine Frequenz - Modulation (Tonhöhenchwankungen eines Grundtones; Glissando, Vibrato) - verbunden. Selbst bei Singvögeln, wel-

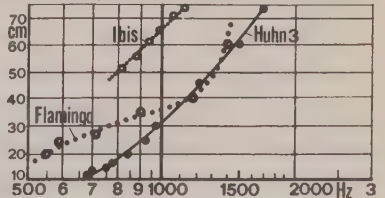
(1): 168 (2): 11, 27, 65

Abbildung 28: DER ZUSAMMENHANG VON DRUCKSITUATION ODER SYRINXSTRECKUNG UND LAUTSTÄRKE SOWIE TONHÖHE BEI DER VOGELSTIMMBILDUNG

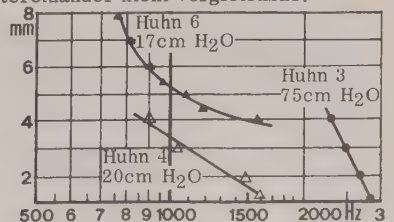
a=Die Beziehungen zwischen Druck (cm H₂O, Aussendruck - Bronchiendruck) und Lautstärke (μ bar in 40 cm Abstand gemessen) für verschiedene Vogelarten (Haushuhn, Flamingo und Ibis), Individuen einer Art im gleichen Spannungszustand (Huhn 2 + 7 A) sowie unterschiedliche Einspannung desselben Stimmorgans (7 B ist gegenüber 7 A um 1mm gestreckt).



b=Die Abhängigkeit der Frequenz (Hz) vom Druck (cm H₂O, Aussendruck = Bronchiendruck) für Haushuhn, Flamingo und Ibis.



c=Der Einfluss der Einspannung (willkürlicher Nullpunkt, Streckung in mm) auf die Tonhöhe (Hz) an drei Stimmorganen bei verschiedenen Drucksituationen gemessen. Einspannungen der Organe untereinander nicht vergleichbar!



che sonst derartigen Zwangsläufigkeiten mittels ihrer komplizierten Stimmuskulatur geschickt auszuweichen verstehen, tritt dieser Zusammenhang vereinzelt in krasser Weise in Erscheinung. So ist die Tonhöhe des Strophenendes eines Buchfinkenschlags ziemlich direkt von der jeweiligen Lautstärke abhängig (1). Eine Anhebung der letzteren bedingt nämlich allgemein eine Verstärkung des Luftflusses. Durch die dabei auftretenden grösseren Druckunterschiede über den Membranen werden diese straffer angespannt und somit klettert die Tonhöhe empor (Abbildung 28 b); ähnlich wie beim zunehmenden Spannen der Saiten eines Musikinstruments.

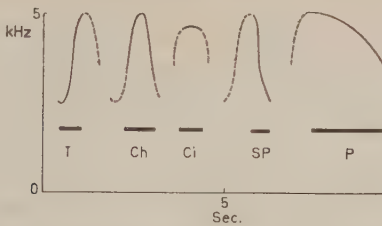
Mit welcher Grundfrequenz eine bestimmte Paukenhaut schwingt, hängt von vielen Faktoren ab, die ihrerseits häufig wieder mehrfach gesetzmässig untereinander verknüpft sind. An Materialeigenschaften erweisen sich die Feinstruktur und Dicke als ausschlaggebend, weil sie die Elastizität und Masse bestimmen. Eine eng begrenzte Dehnbarkeit und eine kleine Masse wirken sich frequenzerhöhend aus. Wird die Membran von aussen gespannt, so verhält sich die Tonhöhe wie die Quadratwurzel aus den ansetzenden Kräften (2). Die Geometrie der Fläche schliesslich legt nicht nur die Lagen der Knotenlinien möglicher Resonanzbilder fest. Sondern wenn die übrigen Komponenten nicht stark differieren, scheint die Frequenz in einer einfachen Beziehung zur jeweils grössten dorso-ventralen Ausdehnung der Stimmhäute zu stehen (3). Je geringer diese ist, desto kleiner wird auch die Wellenlänge ihrer Schwingung sein und desto höher also der Ton. Die Länge in der andern Achse tangiert grundsätzlich weniger direkt die Tonhöhe als vielmehr die Abfolge der einzelnen Resonanzen und damit die Ausbildung der Spektren (4).

Alle aufgezählten Einflüsse sind so geartet, dass bei den Vögeln mit einer gesteigerten Körpergrösse und einem vermehrten Gewicht eine Senkung des Frequenzbereichs ihrer Stimme einhergehen sollte. In den Extremen tritt eine solche Beziehung sicherlich klar hervor. Bei geringeren Unterschieden bestätigt sich diese Regel aber häufig nicht.

Parallel zur Atemsteuerung wirkt sich über den ganzen Druckbereich auch eine Syrinxverkürzung durch die Muskulatur frequenzerhöhend aus (Abbildung 28 c). Durch eine entsprechende Umlagerung werden aber die am stärksten frequenzbestimmenden Abmessungen quer zur Achse des Atemtraktes kaum verändert. Der beobachtete Effekt entsteht wohl erst mittelbar als Folge der Verengung der Stimmritze und der sich dadurch wandelnden örtlichen Strömungsverhältnisse (BERNOULLI-Effekt u. a.). Hinweise auf einen generellen Zusammenhang zwischen dem Streckungsgrad des Stimmorgans und der Tonhöhe der erzeugten Laute lassen sich auch aus einigen Beschreibungen von Versuchen mit lebenden oder subvitalen Vögeln herauslesen (5).

Beide Komponenten, welche zur Einleitung des Phonationsvorganges zusammenkommen müssen, Druckerhöhung und Syrinxverkürzung, wirken im gleichen Sinne auf das Frequenzverhalten ein. Es kann deshalb nicht verwundern, dass bei einer Vielzahl von Vogelarten Lautmuster überwiegen, deren Tonhöhenverlauf zu Beginn ansteigt und gegen das Ende hin wieder abfällt (Abbildung 5 g, h, i, k, -----

Abbildung 29: EINFACHE KUEKENLAUTE BEIM HAUSHUHN. (aus ANDREW 1969)



Die punktierten Abschnitte der Kurven deuten bei den jeweiligen Ruftypen gewöhnlich stumme Abschnitte des Phonationszyklus an.

(T=Twitter, Ch=chevron, Ci=circumflex, SP=short peep, P=peep)

i, sowie einzelne Laute in n, o und p). Besonders die jungen Nestlinge geben ganz ähnlich klingende Piepstöne von sich, die im Sonagramm dach- oder hufeisenförmig aufgezeichnet werden (5 i). Auch die bereits etwas weiter differenzierten Hühnchenlaute in der Abbildung 29 lassen immer noch das Grundschemata durchblicken. Solche Formen sind deshalb schon ohne genaue Kenntnis der Physiologie als Ausdruck eines Zusammenwirkens von Syrinxspannung und Atemfluss gedeutet worden (1). Die unteren und besonders die oberen Grenzfrequenzen stimmen bei allen dargestellten Rufen recht gut überein. Diese Tatsache weist darauf hin, dass die Küken Syrinxverkürzung sowie Atemdruck stets gleichförmig maximal und lediglich zeitlich etwas gegeneinander verschoben einsetzen.

Eine nächste Stufe der Beeinflussung des Stimmgeschehens ist bei den Wasserrufen von Tordalken zu erkennen (Abbildung 4). Dort wird mindestens eine der beiden Größen nach einem genauen, für jedes Individuum typischen Programm fein dosiert verändert. Nur noch die Schnörkel am äussersten Anfang und Ende der langezogenen Laute sind eine direkte Konsequenz des einfachen Phonationsschemas.

2) Die Beeinflussung der Membranklänge

Eine unterschiedliche Streckung der Syrinxregion legt die Dimensionen der Stimmhäute wie erwähnt überwiegend in der Längsrichtung des Atemtraktes fest. Dadurch ändert sich ausser der Ansprechschwelle, der Frequenz sowie dem Kopplungsverhalten von Druck und Lautstärke (vgl. in Abbildung 28 a die Kurven 7 A und 7 B) noch unmittelbar ein vierter wichtiger Aspekt der Schallquelle. Nämlich die Obertonverteilung innerhalb der Membranklänge, respektive deren Reaktionsweise auf Schwankungen seitens der Atemphysiologie; hervorstechende Merkmale eines manchen sonst an stimmlichen Variationsmöglichkeiten armen Repertoires. Die Beeinflussung des Aufbaus und der Abfolge von Klangspektren ist sehr schwer zu überblicken. Man kann dies mit dem Beispiel der abrupten Wechsel im Schwingverhalten der äusseren Paukenhäute einer Hühnersyrinx dokumentieren (Abbildung 24):

(1): 7

Ob, wann und wie solche Sprünge auftreten, hängt offenbar zu einem gewissen Grad von der funktionalen Geometrie der Syrinx, also von der Muskelsteuerung ab. Beim gleichen Hühnerstimmorgan aus der Abbildung 24 hat eine Verkürzung um nur einen Millimeter bereits bewirkt, dass über den ganzen Druckbereich keine entsprechenden Erscheinungen mehr aufgetreten sind. Es haben sich nur noch Schwingungen mit der mittleren Knorpelspange als einziger Knotenlinie anregen lassen (entsprechend Abbildung 24 b).

Eine gezielte Einflussnahme auf die klangliche Zusammensetzung der Lautäusserungen findet sicherlich bei den Singvögeln schon am Ort der Stimmbildung statt (VI/B/b/3). Bei den übrigen Vogelordnungen sind oft völlig anders geartete Umstände für den Klangeindruck verantwortlich, wovon das nächste Kapitel einen Eindruck zu vermitteln sucht.

d) Passive Klangformung

Unter diesen Oberbegriff kann man alle Einflüsse stellen, welche die Lautäusserungen nach ihrem Entstehen auf dem Weg von der Schallquelle bis zum Verlassen des Vogelkörpers verformen.

1) Der Einfluss der Luftröhre

Geräuschanteil und Obertongehalt der Membranklänge werden bei grossen Vögeln, besonders bei solchen mit langen, zylindrischen und weichwandigen Luftröhren oft weitgehend weggefiltert; und zwar infolge der dort stattfindenden starken Bedämpfung des höherfrequenten Spektrums.

Die Spektrenfolge der Abbildung 30 (a-e) zeigt die Veränderungen im Klangcharakter der Flamingostimme bei experimenteller schrittweiser Verkürzung der Luftröhre unter sonst konstanten Bedingungen. Schon wenn die Trachea auf $\frac{2}{3}$ ihrer normalen Länge verkürzt wird (c), beginnt sich unter Lautstärkenzunahme der typische, nasal-röhrende Ton im Klang zuerst in Richtung Nebelhorn, bei $\frac{1}{3}$ verbliebener Länge (d) gar gegen ein tiefes Autohupen hin zu entwickeln. Mit einem minimalen Luftröhrenstummel (e) ertönt dann ein zwar mächtig lautes, aber völlig untypisches plärrendes Krächzen. Dieser Höreindruck findet in den Frequenzwerten der jeweiligen Schalleistungs-Schwerpunkte seine Bestätigung. Die beiden Extreme liegen in der Nähe von 1500 Hz für die ganze Trachea und bei etwa 2600 Hz im Falle ihrer Entfernung vom Stimmorgan.

Eine genaue Betrachtung der einzelnen Frequenzen durch die ganze Spektrenfolge hindurch macht zweierlei deutlich:

Einmal können entsprechend der beachtlichen Freiheit an Aufteilungsmöglichkeiten bei den grossflächigen, unregelmässig begrenzten und zudem dreieckförmig auslaufenden Flamingo-Stimmhäuten ganz verschiedenfrequente Töne zum Tragen kommen. Bestimmte Rohrlängen scheinen einzelne Schwingungsmuster zu begünstigen. So tritt in 30 d überraschend eine subharmonische Komponente von der halben Grundfrequenz auf.

Andererseits bleibt aber die Grundfrequenz selber (gerasterte Signatur) durch alle Versuche hindurch praktisch konstant ($\pm 3\%$). Damit ist die Vermutung mancher Akustiker direkt experimentell bestätigt worden: Die Kopplung zwischen der Schallquelle und der trachealen Luftsäule beziehungsweise deren Einfluss ist nicht stark genug, als dass letztere unmittelbar auf die Schwingfrequenz zurückwirken könnte (1).

Früher haben viele Forscher eine solche Möglichkeit in Analogie zu den Verhältnissen bei den Blasinstrumenten immer wieder behauptet (2).

Den Versuchsanordnungen älterer Autoren kann aber in bezug auf derartige Aussagen wenig Vertrauen geschenkt werden. Wird nämlich beispielsweise bei einem lebenden Hahn stückweise die Luftröhre gestutzt (3), so lässt sich eine wie auch immer geartete Veränderung im Stimmverhalten auf Dutzende von anatomischen (Durchtrennen der Stimmuskulatur), physiologischen (Beeinträchtigung der Halsbewegungen und ihrer Auswirkungen) und psychologischen (Schrecksituation und Schmerzen des Versuchstieres) Faktoren zurückführen, welche mit der jeweiligen Länge der Trachea nicht das mindeste zu tun haben. Beim Anblasen eines frischtoten Tieres mittels einer in die Luftsäcke eingeführten Kanüle von Mund können die Druckverhältnisse und die zunehmende Todesstarre der Muskulatur nicht genau überblickt werden. Im reinen Modellversuch dagegen lassen sich die Kopplungsverhältnisse kaum korrekt nachbilden.

All diese Schwierigkeiten machen die oft widersprüchlichen Ergebnisse bei fast identischen Versuchsanordnungen verständlich (4). Im Rahmen einer neueren Arbeit sind Vögel in Gasgemischen mit einer von der atmosphärischen Luft abweichenden physikalischen Dichte untersucht worden (5). Weil nämlich die Resonanzeigenschaften von Hohlräumen direkt von den Gaskonstanten abhängen, lassen sich so viele in der Diskussion stehende Hypothesen am ungestörten Tier überprüfen. Alle auf diese elegante Weise indirekt gewonnenen Aufschlüsse stimmen grundsätzlich mit den hier dargestellten direkten Versuchsergebnissen überein.

In anderer Beziehung widmen auch die vorsichtigsten Akustiker den anatomischen Gegebenheiten der Vogelluftröhre zu wenig Aufmerksamkeit. Stets rechnen sie nämlich mit einfachen physikalischen Verhältnissen und bestimmen beispielsweise die Resonanzfrequenz(en) kurzerhand mit einer Formel ($1_{(\text{cm})} = \frac{35\,300}{4f(\text{Hz})}$), die nur für absolut unnachgiebige Rohrwandungen strenge Gültigkeit hat. Weiche Rohrwandungen, zumal wenn sie so uneinheitlich zusammengesetzt sind wie die einer Trachea, haben dreierlei zahlenmässig kaum fassbare Nebeneffekte: Erstens wird die Resonanzfrequenz bei gleicher Rohrlänge umso tiefer, je nachgiebiger die Wände sind. Zweitens verlieren die akustischen – das heisst im Verhalten des Luftraumes selbst begründeten – Resonanzeigenschaften zunehmend an Ausprägung (vgl. dazu in Abbildung 30 f die Kurven des hartwandigen Plastikschlauches und des weicheren Gummischlauches). Und drittens treten noch mechanische Reso-

Legende zur Abbildung 30: a-e= Obertonverteilung experimentell erzeugter Laute bei unterschiedlichen Luftröhrenlängen; Druck zur Phonation: 35cm H₂O, Aussendruck = Bronchiendruck. Lautstärke=ungefährer Schalldruck im Abstand von jeweils 40cm ab Ende der Trachea. Schwerpunkt= Leistungsschwerpunkt des Spektrums (Mittel der Quadrate der Teilamplituden) in Hertz. Länge Trachea= Gemessene wirksame Luftröhrenlänge in cm. Trachea+Larynx = Luftröhre mit Larynx, letzterer maximal geöffnet, totale Länge bis Öffnung 71cm. Grundreson. = empirisch korrigierte (+ 10%) berechnete Werte der trachealen Grundresonanz in Hertz. Die Grundfrequenzsignatur ist zum Vergleich gerastert. Die Frequenzabweichungen ($\pm 3\%$) bleiben innerhalb der physiologischen Fehlergrenzen. Punkte bezeichnen die Frequenzen der ersten 6 Luftröhrenresonanzen. f= Vergleich von Resonanzkurven einer Flamingotrachea bei normaler Streckung (43cm) in frischem und ausgetrocknetem Zustand mit denjenigen von gleich langen Stücken ähnlicher Geometrie eines Gummischlauches (Gasschlauch 7,5/11,5mm, 43cm lang) und eines Plastik-Laborschlauches (PVC-Schlauch 9/14mm, 43cm lang) Der Pegel des Messsignals beträgt jeweils 1,5 Einheiten. g= Vergleich der akustischen Eigenschaften einer seziierten Flamingotrachea in physiologischem Zustand in normalem Streckungszustand (43 cm), bei grösstmöglicher Dehnung (51cm) und maximaler Stauchung (32 cm). Die Grundresonanzfrequenzen liegen ca. 10% unter den theoretischen Werten. Die Amplitudeneinheiten sind willkürlich gewählt.

nanzen auf. Die letzteren - also ein ausgeprägtes Mitschwingen von Strukturen - stellen eine akustische Wirksamkeit der trachealen Luftröhre wohl in manchen Fällen weit in den Schatten. Man nimmt heute sogar an, dass extreme tracheale Schlingen, wie sie vereinzelt unter der Haut um den halben Vogelkörper ziehen, vorwiegend die Uebertragung mechanischer Vibrationen ans Aussenmedium erleichtern sollen.

Die Zusammenstellung der Resonanzkurven von gleichlangen Stücken aus unterschiedlichen Vogel-luftröhren unter der Abbildung 31 a dokumentiert, wie Differenzen im Querschnitt und der Wandbeschaffenheit zu recht verschiedenen akustischen Eigenschaften führen können. Wie andere Messungen zeigen, wird auch die Resonanzwirkung ein und derselben Trachea durch einen wechselnden Streckungsgrad erheblich beeinflusst (Abbildung 30 g). Eine so veränderte Länge tangiert zuerst einmal erwartungsgemäss die Werte der bevorzugten Schwingungszahlen. Weiter verhält sich jedoch die Luftröhre im zusammengeschobenen Zustand, weil die verknöcherten Ringe dabei satt aneinanderstossen, eher als hartwandiger Resonator: Der Höhenabfall ist relativ bescheiden, die Maxima sind ausgeprägter. Wird die Trachea dagegen auseinandergezogen, beginnen sich die weichen Bänder zwischen den Knochenelementen auszuwirken und die Resonanzeigenschaften nähern sich denjenigen eines einfachen Gummischlauches an.

In den Spektren der Abbildung 30 (a-e) markieren die zuoberst in der Horizontalen angeordneten Punkte die berechneten und entsprechend Vergleichsmessungen korrigierten Resonanzfrequenzen der jeweils im Versuch wirksamen Luftröhrenstücke. Es wäre nun zu erwarten, dass die in diesen

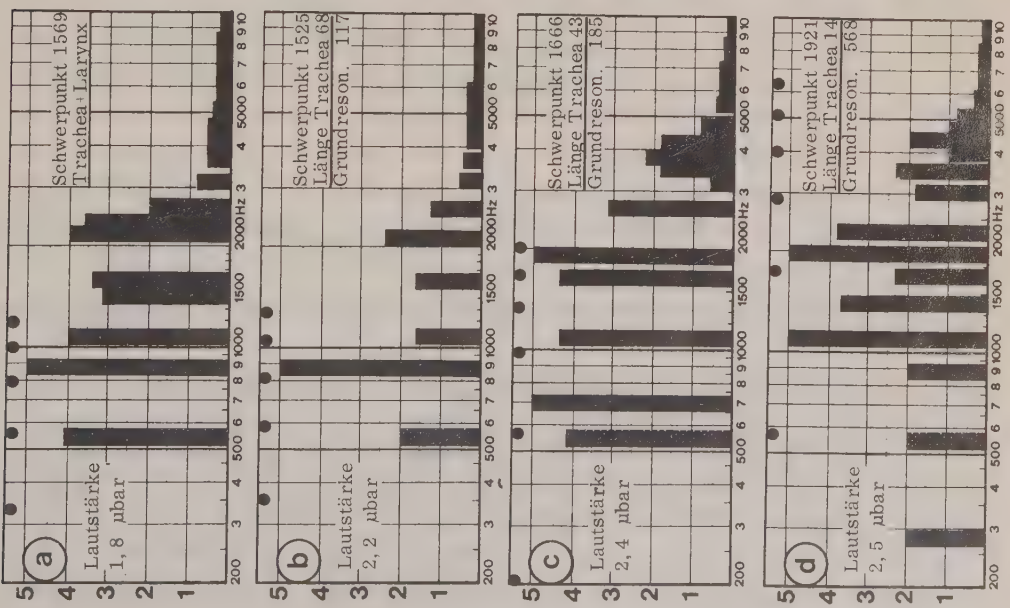
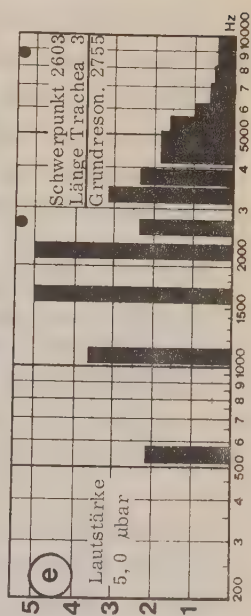
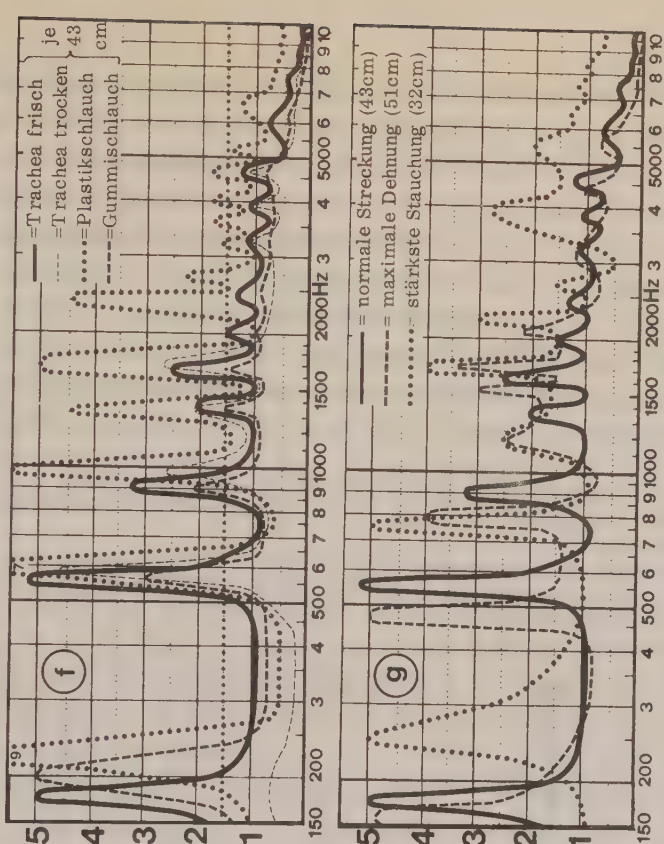


Abbildung 30: SPEKTREN EXPERIMENTELLER LAUTE BEIM FLAMINGO IM VERGLEICH ZU DEN RESONANZEN SEINER TRACHEA. a-e = Obertonverteilung, f-g = Resonanzkurven; Legende gegenüberliegende Seite.

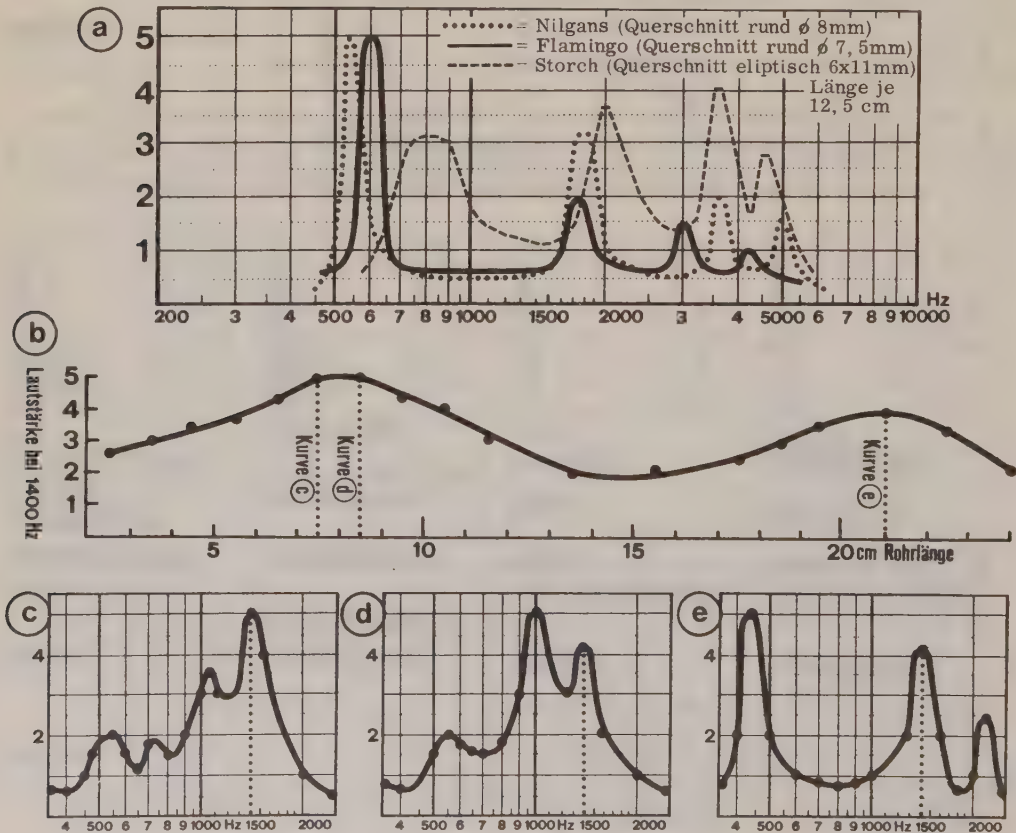


Bereichen vorhandenen Obertonamplituden deutlich angehoben erscheinen, während die übrigen Frequenzen stark zurücktreten. Dies ist offensichtlich kaum der Fall. Aber nicht etwa, weil die Resonanzeigenschaften der Trachea ungenügend sind. Sie reichen zwar bei weitem nicht an diejenigen eines sehr starrwandigen Rohres heran und liegen nur etwa in der Größenordnung derjenigen eines Labor-Gasschlauches aus weichem Gummi. Dennoch wäre entsprechend den Messungen der Resonanzkurven als einseitig abgeschlossene Rohre (Abbildungen 30 f + g) noch ein Verhältnis von ungefähr 5:1 zwischen angehobenen und unterdrückten Tonhöhen zu erwarten. Wenn sich selbst solche Unterschiede an den Vogellauten nicht nachweisen lassen, so liegt der Grund dafür mit grosser Wahrscheinlichkeit in den stark dämpfenden, und insofern akustisch ungünstigen Abschlussverhältnissen der Trachea durch die Membranen der Syrinxregion. Wird nämlich im Experiment die

Abbildung 31: TRACHEALE RESONANZKURVEN UND LAUTSTÄRKENVERLAUF

a - Resonanzkurven von 3 gleichlangen Abschnitten unterschiedlicher Vogelluftrohren (Ordinate = willkürliche Amplitudeneinheiten).

b - Lautstärkenverlauf des 1400Hz-Tones eines Syrinxmodells mit Plastik-Resonanzröhre (PVC-Laborschlauch 9/14mm) bei deren stufenweiser Verkürzung von 24 auf 2,5 cm. c-e = Ausgemessene Resonanzkurven der günstigen Schlauchstücke (Länge c=7,5cm; d=8,5cm; e=21cm).



für die Aufnahme der Resonanzkurven eingesetzte Schallquelle (Ohrhörer) durch ein Syrinxmodell mit Gummimembran ersetzt, welches gleichfalls einen nahezu reinen Messton erzeugt, bewirkt das an sich hervorragende Resonanzverhalten des Plastikschauches (über 10:1) nur bescheidene Lautstärkendifferenzen des durchgeschickten Membrantones in der Größenordnung von 2:1. Obwohl die Situation im Modellaufbau akustisch sicher noch bedeutend günstiger ausgelegt ist als die natürliche, sinkt die Filterwirkung des Rohres auf rund $\frac{1}{5}$ der andersweitig ausgemessenen Werte zusammen. Demzufolge sind im Falle der Spektren 30 a-e Unterschiede zwischen durch Resonanzen bevorzugten und nicht begünstigten Teiltönen in einem Verhältnis von höchstens 1,6:1 zu erwarten. Weiter ist zu berücksichtigen, dass bei der normal langen Flamingoluftröhre die wirksamsten Resonanzen ausserhalb oder am untersten Ende des Spektrums konzentriert sind. Somit lässt sich leicht verstehen, weshalb diese Trachea akustisch lediglich als mässig wirksamer Tiefpass in Erscheinung tritt.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Akustische Resonanzen haben allenfalls für Vögel mittlerer Grösse mit Luftröhren von gleichmässig harter Wandung (Gänse, Papageien u. ä.) eine gewisse Bedeutung (1). Bei extrem grossen oder sehr kleinen Tieren liegen die Resonanzfrequenzen ohnehin weit ausserhalb des Schwerpunktes des Gesangsspektrums. Die Trachea stellt dann lediglich noch einen Tiefpass beziehungsweise Hochpass von geringer Flankensteilheit dar.

Die aus physikalischen Gründen geforderten starren Rohre lassen sich andererseits bezüglich ihrer Länge nur in engen Grenzen variieren. Deshalb können die am selben Vogel je nach Art der Phonation oft sehr verschiedenfrequenten Lautstärkespitzen nicht primär durch eine solche anatomisch bedingte Veränderung von Resonanzeigenschaften plausibel erklärt werden. Diese Schwierigkeit bleibt in analoger Weise auch dann bestehen, wenn man mechanische Resonanzen als modulierende Faktoren in Rechnung stellt.

Bei Singvögeln weichen die Optimalfrequenzen überdies selbst bei Arten mit vergleichbarer Anatomie vielfach markant von einander ab. An ihrem Beispiel schliesst auch die Auswertung der Lautgebung unter Heliumatmosphäre tracheale Einflüsse aus (2). Die typische Verringerung des Stimmvolumens gegen die Grenzen ihres Tönhöhenbereichs hin muss deshalb anders erklärt werden (vgl. IV/A/b/5). Grundsätzlich widersprechen unzählige Vogelgesänge, welche ohne drastische Lautstärkenschwankungen mehrere Oktaven durchlaufen, der Annahme ausgeprägter Luftröhrenresonanzen.

2) Die Bedeutung von Glottis, Schnabelhöhle, Zunge und Schnabelstellung

Bis jetzt liegen keine Beobachtungen vor, die widerlegen, dass die Glottis im Larynx der Vögel beim Rufen und Atmen immer maximal offensteht. Alle Hypothesen über einen möglichen modulierenden Einfluss der Glottissteuerung auf das Stimmgeschehen sind darum als völlig spekulativ

zu bewerten. Die Abschlussverhältnisse der Luftröhre dürften jedoch generell einen merklichen Einfluss auf die Obertonspektren haben. Dies kann aus den Veränderungen im Klangcharakter geschlossen werden, welche den Effekt einer Flamingotrachea mit vorhandenem, wenn auch maximal geöffnetem Larynx (Abbildung 30 a) von demjenigen einer solchen ohne oberen Kehlkopf (30 b) abheben: Die Komplizierung der akustischen Situation durch den oberen Abschluss ist wohl in a ebenfalls verantwortlich für die auffällig grosse Zahl von höherfrequenten Teiltönen, die in keiner einfachen Beziehung zur Grundfrequenz stehen, wie dies bei harmonischen Obertönen sonst üblich ist.

In der Frage der Bedeutung von grösseren Schnabelhöhlen für die Stimme namentlich der 'sprechenden' Vögel (Papageien und Beos) gehen die Meinungen kompetenter Fachleute auseinander. THORPE (1959) glaubt bei den vom Vogel gesprochenen Vokalen mehrere Formanten (Resonanzspitzen) nachweisen zu können. Die Untersuchungen GREENEWALTS (1968 + 1969) scheinen dagegen solche Phänomene gleichfalls am Beispiel eines Beos auszuschliessen.

Ueber einen möglichen Einfluss der besonders imposanten Papageienzungen liegen keine exakten Angaben vor. Bei Sprechversuchen dieser Vögel kann man aber zuweilen recht deutlich hören, wie sich der Klangcharakter von kratzenden, geräuschhaften Lauten im Rhythmus der schluckenden oder würgenden Bewegungen der Mundwerkzeuge in typischer Weise ändert. Die Zungenbewegungen vermögen dabei die Form des Schnabel- und Rachenhohlraumes, welche beide dank ihren relativ schallharten Wandungen als akustische Resonatoren in Frage kommen, in weitem Umfang zu variieren.

Bei Zwerggänsen lässt sich beobachten, wie sie Zischlaute mit dem Mund erzeugen, indem sie bei halb geöffnetem Schnabel die Zunge nach oben pressen und heftig Luft ausstossen. Von den flatternden Zungenrändern spritzen dabei sogar Speicheltropfen weg.

Das Schwanenzischen scheint dagegen im Stimmorgan selbst zu entstehen. Die Syrinx vermag ausser dem in der Abbildung 26 a dargestellten tiefen und reinen Laut nämlich mittels einfacherer Schwingungsmodalitäten eine ganze Reihe auffälliger Zisch-Spektren zu erzeugen.

Schnabelbewegungen werden manchmal unmittelbar zur Schallerzeugung herangezogen (Papageien u. a.). Beim adulten Weissstorch, wo die Syrinxregion vollumfänglich verknöchert ist, tritt ein solches Klappern als einzige markante akustische Ausdrucksmöglichkeit in Erscheinung. Genau genommen halten die wenigsten Vögel ihren Schnabel während der ganzen Lautgebung maximal offen. Paradoxerweise lässt sich das Gegenteil häufiger konstatieren. So heben Türkentauben ihren Schnabel nur während dem Einatmen zwischen den Gurrlauten manchmal einen minimalen Spalt breit an; eine Position, wie sie übrigens bei den Flamingos während den meisten Lautäusserungen eingehalten wird. Ansonsten bleibt die Mundöffnung der Tauben selbst während ihren heller klingenden Flugrufen augenscheinlich vollständig geschlossen.

Die Schnabelstellung zeigt oft eine ausgeprägte Beziehung zur Lautstärke und Tonhöhe des Stimmgeschehens, indem die Öffnung zuweilen über weite Strecken mit beiden Grössen gleichsinnig zunimmt.

Am Beispiel eines Staren in einer Volière, welcher die in mehreren Silben absteigende Lautfolge eines australischen Bindenkiebitzes zu imitieren pflegt, hat sich über jeweils etwa zwei Sekunden hinweg zusätzlich noch ein besonders seltsames Phänomen verfolgen lassen: Nicht nur ein schrittweises Schliessen des Schnabels hat die mehrstufige Frequenzerniedrigung verblüffend exakt begleitet; sondern auch eine eigentümliche aufsteigende Wellenbewegung ist über das Gefieder der Kehlgregion hinweggelaufen (Abbildung 34 e). Die auffälligen Variationen im Bereich der Vogel-'Kehle' unterhalb des Schnabelansatzes, wo sich häufig Teile des Federbestandes bald in rhythmischer Folge aufstellen und wieder anlegen, sind noch unverstanden. Sie dürften Ausdruck von ziemlich oberflächlichen Nebenwirkungen muskulöser Steuervorgänge im hinteren Mund- und oberen Halsbereich sein.

3) Besondere Resonanzphänomene

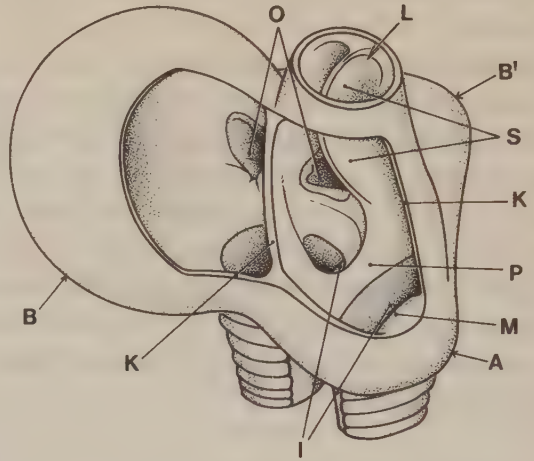
Die ausgedehntesten, schon seit jeher als resonierende Gebilde angesprochenen anatomischen Einheiten sind die häutigen Ausstülpungen des Atem- oder Verdauungstraktes mancher grösserer Vogelarten (vgl. auch im weiteren III/A/a/2). Es erscheint einleuchtend, dass solche luftgefüllten Säcke bei der Ausprägung und Abstrahlung von Gurr- und Kullerlauten eine wichtige Funktion erfüllen. Schon ältere Autoren haben jedoch darauf hingewiesen, dass sich zu vielen gern zitierten solchen Beispielen auch einige Ausnahmen finden lassen, welche ähnliche stimmliche Fähigkeiten aufweisen, ohne über entsprechende strukturelle Sonderbildungen zu verfügen. Wie unsicher die Korrelierung anatomischer Besonderheiten mit physiologischen Beobachtungen oft bleiben muss, kann an einem einfachen aber drastischen Beispiel erläutert werden. RUEPPELL hat festgestellt, dass bei den Schwänen von *Cygnus bewickii* bis zu *Cygnus buccinator* die relative Aufweitung der Bronchien zunimmt. Weil nun der letztere, der Trompeterschwan, über eine lautere Stimme verfügt als der erstere, hat er postuliert, dass die Bildung der typischen knöchernen Bronchienkörbe eine Steigerung der Lautstärke der Schwanenstimme bewirke. Er hat dabei aber nicht berücksichtigt, dass *Cygnus bewickii*, der Zwergschwan, schon von der Atemleistung her, welche sich allgemein proportional zur Körpergrösse verhält (1), ungeachtet der geringeren Bronchienaufweitung gegenüber seinem grösseren Verwandten stark benachteiligt ist.

Die kühnsten Hypothesen sind verständlicherweise in bezug auf die akustische Bedeutung der ausgefallenen Labyrinth bei den männlichen Entenvögeln geäussert worden. Eine genauere Betrachtung der Verhältnisse zeigt, dass das Besondere der Situation aber weniger in der Andersartig-

Abbildung 32: BLICK IN DAS STOCKERPELLABYRINTH (ANAS PLATYRHYNCHOS)

Dorsaler Bereich des Labyrinths von der Luftröhrenseite her betrachtet.

- A = Auswölbung des wenig veränderten rechten Bronchus
B = grosse Blase des linken Bronchus
B' = kleine Blase des linken Bronchus
I = innere Paukenhäute
K = Kontur der Schnittlinie
L = Luftröhrenlumen (Bereich der sekundären Trachea, vgl. III/B/a/2)
M = Membranfalte
O = fensterartige Oeffnungen zur kleinen linken Aufweitung
P = als Pessulus anzusprechender Teil der Scheidewand
S = mittlere Scheidewand des Labyrinthes



keit der wirksamen Prinzipien als vielmehr in der Kompliziertheit ihres Zusammenspiels liegt.

Die primären Schallquellen sind nämlich auch in diesem Fall immer die inneren Paukenhäute; allenfalls gekoppelt mit ihnen an der Verengungsstelle gegenüberliegenden mehr oder weniger schwingfähigen Falten oder Stegen (M in Abbildung 32). Die der Knochenblase entgegengesetzte, also in der Regel die rechtsseitige Membran lässt sich dabei allgemein am leichtesten erregen (1). Denn die andere ist meist stärker in die Labyrinthbildungsprozesse miteinbezogen und deshalb oft verwachsen, starr und unförmig geworden. Sie beeinflusst vermutlich eher noch als die eigentliche Stimmbildung die Steuerung des Luftstromes durch die Aufweitungen; und zwar wohl auch erst bei grossen Drucken. Dann verschliesst zum Beispiel diese Paukenhaut bei der Mandarinente den einzigen kleinen Zugang zum Labyrinth vollständig.

An kompakten Knochenblasen können mechanische Resonanzen nachgewiesen werden (Abbildung 33 a + b); errechnet man die rein akustischen, so liegen diese selbst für die grössten Blasen je nach Art der mathematischen Annäherung mehr oder weniger weit oberhalb des physiologisch sinnvollen Bereichs.

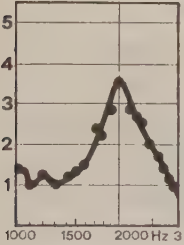
Die grossen häutigen Fenster bei den Sägern geraten nicht etwa in Schwingung, sondern wölben sich infolge des Druckgefälles nur leicht nach innen. Wie erwartet werden kann, führt eine Blockierung dieser schlaffen Gebilde durch die Ueberschichtung mit einer festeren Masse eher zu einer Begünstigung von Resonanzspitzen (33 f). Dagegen zieht eine experimentelle Beeinträchtigung der akustischen Eigenschaften von starren Knochenblasen in Form einer Injektion von Silikongummi tendenziell eine Verflachung des Spektrums nach sich (33 d).

Wenn man aber bedenkt, wie relativ unkritisch manche Vögel nach neuesten Erkenntnissen auf die

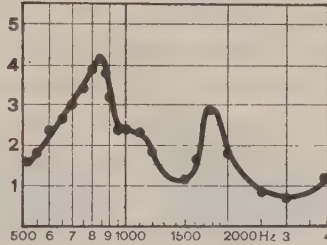
Veränderung verschiedener Eigenschaften ihrer Signale reagieren (vgl. II/A/b/3), so kann der ungeheure anatomische Aufwand für einen erwiesenermassen geringfügigen klanglichen Effekt kaum allein durch funktionelle Erwägungen erklärt werden. Die auffälligen Stimmvariationen zwischen den Geschlechtern haben ihren Ursprung offenbar weitgehend in den Differenzen der Struktur und somit des Bewegungsverlaufs der inneren Paukenhäute.

Abbildung 33: MESSUNGEN ZUR AKUSTISCHEN WIRKUNG VON LABYRINTHEN

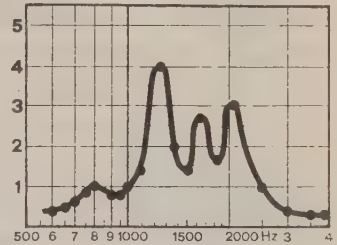
a) Resonanzkurve des Stockerpellabyrinths



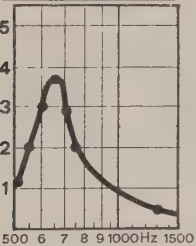
c) Experimentelle Lauterzeugung mit einem normalen Stockerpellabyrinth



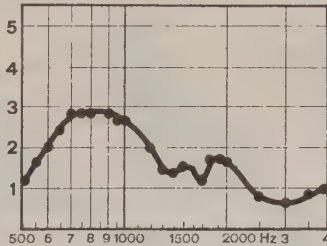
e) Experimentelle Lauterzeugung: Syrinx Neuseelandauchente ♂ normal



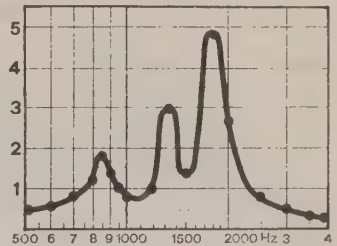
b) Resonanz Mandarinerpellabyrinth



d) Blase mit Silikongummi gefüllt



f) Membranfenster blockiert



Mit zwei verschiedenen Mandarinerpellabyrinthen konnten jeweils nur schwache experimentelle Laute erzeugt werden. Sie stimmten aber in ihren Frequenzen recht gut überein: 2 / 2,2 kHz.

e) Die Physiologie der Vogelstimme

Die Atemsteuerung und die Syrinxmuskulatur bestimmen gemeinsam die Stimmgebung.

1) Der Phonationsvorgang

Wie aus früheren Abschnitten hervorgeht - besonders dem Kapitel IV/A/c - müssen mehrere von einander unabhängige Einflussgrößen passend zusammenwirken, damit es zur Lautgebung kommen kann. So gelingt es einem Haushahn, dem man das sterno-tracheale Muskelpaar durchgeschnitten hat, während Wochen nicht mehr, seine Stimme erschallen zu lassen (1). Auch wenn man Luft-säcke eröffnet und dadurch die Atmung stark stört, verstummen die Tiere in der Regel. Schein-

bar paradoxerweise geben aber Hühner, denen man beim Schlachten den Kopf abgehackt hat, häufig noch einige Schreie von sich (1). In diesem Fall wird nämlich derjenige Teil der trachealen Muskulatur durchgetrennt, der die Syrinx zur Atemstellung auseinanderzieht. Somit sinkt das Stimmorgan zur Phonationsstellung zusammen und reflektorische Kontraktionen der abdominalen Atemmuskulatur führen zu einigen letzten Lautäusserungen.

Bei den meisten einfacher organisierten Vogelgruppen wie zum Beispiel den Hühnern, Enten und Gänsen scheinen die einzelnen Steuervorgänge entsprechend der relativen klanglichen Einfachheit ihrer Stimmen recht gleichförmig abzulaufen und treten speziell bei ganz jungen Küken als kompakte Einheiten in Erscheinung (vgl. Abbildung 3 i und Abbildung 29).

Auffällige Bewegungsabläufe wie das Krähen eines Hahnes (Abbildung 34 a) werfen die Frage der physiologischen Bedeutung eines solchen Geschehens auf. Obwohl natürlich die meisten Vögel auch ohne ein entsprechendes Gebaren Laute auszustossen vermögen, seien einige Hinweise gewagt: Die höchsten Töne werden während eines solchen Phonationsvorganges regelmässig dann erreicht, wenn der Kopf am weitesten zurückgelegt ist. In dieser Position wird die Syrinx am wenigsten durch äussere Einflüsse angespannt, was sich bekanntlich generell frequenzerhöhend auswirkt (vgl. Abbildung 28 c). Im gleichen Sinne beeinflusst eine zusätzliche Druckerhöhung im claviculären Luftsack durch die maximale Straffung der Haut in der Brustregion das Stimmgeschehen.

An grossen Tieren lassen sich ebenfalls die Atmungsvorgänge in der Hinterleibsregion am besten überblicken. Aber selbst bei Singvögeln können sie während langgezogenen einfachen Lauten ohne besondere Hilfsmittel beobachtet werden. Oft vermitteln dort schon die Schwanzbewegungen erste Aufschlüsse. Als Beispiele seien hier ein Schnatterlaut einer Gans (34 b) und das etwa eine Sekunde lange 'tsiähh'-Element aus dem Grünlingrepertoire dargestellt (34 c).

Ungewöhnlich klar tritt das Atemgeschehen beim gurrenden Revierruf der Türkentaube zutage. Nach einem zweistufigen Vorwärtswippen des Schwanzes schnellert er vor dem dritten Ruftail kurz zurück, um sich dann nochmals gegen vorn zu bewegen (34 d). Vergleicht man dazu das unmittelbar darunter aufgezeichnete Sonagramm, so fällt auf, dass während dem ersten kürzeren Unterbruch noch leise Tonreste erhalten bleiben können. In der längeren zweiten Pause setzt die Lautgebung dagegen stets eine Zeitlang völlig aus, was ebenso wie die Umkehr der Schwanzbewegung auf ein hastiges Einatmen hindeutet.

Allgemein bieten Vögel ununterbrochene oder aus einer raschen Abfolge von ziemlich verschiedenartigen Einheiten zusammengesetzte Tonfolgen "in einem Atemzug" dar, während sie zwischen nicht allzu schnellen mehrfachen Wiederholungen eines ähnlichen Musters oder zwischen kurzen Einzellauten einzuatmen pflegen.

Abbildung 34: BEWEGUNGSABLAUFE BEI PHONATION IM SCHATTENRISS

Gestrichelt sind unmittelbar vor der betreffenden Skizze eingenommene Haltungen angedeutet; punktierte Linien veranschaulichen wichtige Bezüge; Pfeile bezeichnen Bewegungsabläufe; Zeilen unter den Graphiken geben in a und d populäre phonetische Umschreibungen der produzierten Laute wieder, in e eine Onomatopöie des nachgeahmten Rufes des Bindenkiebitz (*Zonifer tricolor*); unter d ist zusätzlich ein typisches Sonagramm des Taubengurrens abgebildet (letzteres aus GUERTLER 1973).

a) Haushahn

(*Gallus dom.*)

♂)



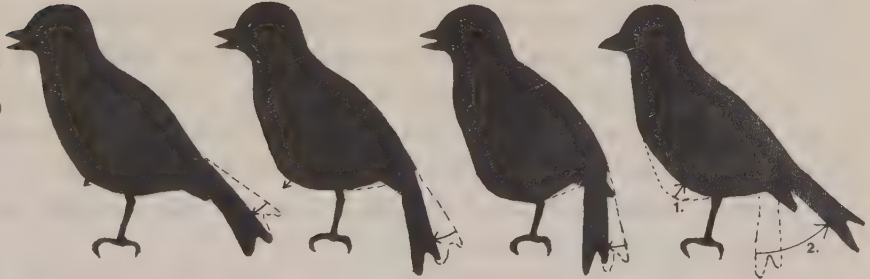
b) Hausgans

(*Anser dom.*)

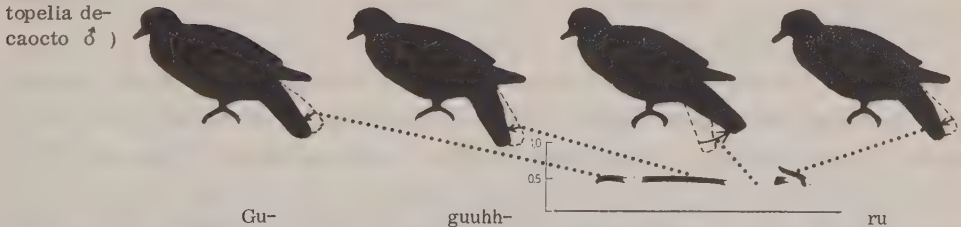


c) Grünling

(*Carduelis chloris* ♂)



**d) Türken-
taube** (*Streptopelia de-
caocto* ♂)



e) Star

(*Sturnus vulgaris* ♂)



2) Atemphysiologie und Lautgebung (1)

Während einer Phonationsserie zeigen die Ausatemungsphasen eine deutliche Tendenz zur Verlängerung, wogegen die Einatemungsphasen eher rascher aber zugleich heftiger vonstatten gehen. Einzig die wenigen Einatmungen - besonders die letzte - unmittelbar vor der Phonation erscheinen gleichzeitig verstärkt und verlängert. Kurze und relativ leise Laute können zum Teil auch bei gänzlich unveränderter Atmung ertönen.

Sowohl bei Huhn und Gans wie auch beim Star wurden am ruhigen Tier Luftdruckwerte bis etwa 0,5 cm Wassersäule in der Trachea und ungefähr 1 cm H₂O (das entspricht 0,001 Atmosphären Ueberdruck oder atü) in den Luftsäcken gemessen; beim erregten Tier das Doppelte bis rund 3- oder 4-fache. Bei Phonation steigen die Werte dann auf das 6- bis 60-fache des Ruhedruckes an, betragen also 0,003 bis 0,06 atü und mehr. Während beim Huhn Bronchien- und Luftsackdruck anscheinend recht gleichförmig ansteigen, schnellt beim Star der Druck im interclaviculären Luftsack innert 0,2 Sekunden nahezu bis zum Maximalwert empor. Er erreicht diesen dann gegen die Hälfte der Ausatemungsphase und bricht gleich darauf schlagartig zusammen. Die Phonation kann dagegen schon vor dem massiven Druckanstieg im Luftsack einsetzen oder auch erst kurz vor dessen Maximum. Ihre Lautstärke ist jedoch direkt von den Druckverhältnissen abhängig und etwas weniger deutlich von der Menge des Luftdurchflusses. Ein einziges Mal ist eine Druckspitze in der Trachea noch vor der Schallproduktion registriert worden. Hat jenes Mal der Vogel etwa die Phonationsstellung des Stimmorgans zu spät verwirklicht?

Vor und nach einer Lautfolge, eventuell nach einer kurzen Pause an ihrem Ende, steigt die Atemfrequenz kurzzeitig bis auf das Doppelte des Normalwertes an. Die Frage der Atmung während sehr langgezogenen Gesängen wird wegen der Bedeutung der dabei zu diskutierenden methodischen Probleme im nächstfolgenden Abschnitt behandelt.

3) Stimme und Atemphase

Die Frage danach, ob die Vögel ausschliesslich während der Ausatemungsphase zu Lautäusserungen fähig sind oder auch während der Einatmung, stellt sich jedem Zuhörer, der sich Gedanken macht über ihre zum Teil sehr langen und scheinbar ohne Unterbruch dargebotenen Gesänge. Einerseits muss ja der Gasaustausch im Vogelorganismus auch während dem Singen in einem gewissen Umfang aufrechterhalten werden; zumal eine Reduktion der physiologischen Bedürfnisse in Form einer Verlangsamung der Atem- und Herzschlagfrequenz - ähnlich wie sie sich beim Tauchen beobachten lässt - nicht auftritt. Andererseits reicht das geringe Atemvolumen von einigen Millilitern im Falle eines Singvogels gar nicht für sehr langanhaltende Lautäusserungen aus. Das Problem ist bis jetzt in drei Richtungen angegangen worden:

(1): 11, 18, 27, 65, 81, 126

Einmal hat man, um die Fliessrichtung der Luft während Lautäusserungen abzuklären, Stimmorgane in vitro von beiden Seiten angeblasen. Oder man hat gar durch Hineinpressen von Luft in die Hälse und Luftsäcke von lebenden Vögeln Phonation zu erreichen versucht. Die Resultate solcher Experimente decken sich vollständig: Lautgebung wird nur bei Ausatmung beobachtet. (1)

Zweitens hat man den Atemfluss bei einer bestimmten kurzen Lautäusserung am Staren direkt gemessen. Mit dem selben Ergebnis. (2)

Die dritte Kategorie von Untersuchungen stützt ihre Aussagen auf indirekte Messmethoden ab. Es handelt sich bei diesen im Grunde genommen um verfeinerte Registrierverfahren von äusserlich feststellbaren Atembewegungen. Mittels Lichtschranken oder Pneumographen ist die Vorwölbung des interclaviculären Luftsackes respektive die Bewegung des Brustkorbes aufgezeichnet worden. Die letztere erfolgt übrigens beim Vogel im Gegensatz zu den Säugetieren in der zweiten Hälfte sowohl der Einatmungs- wie auch der Ausatmungsphase durch Muskelarbeit. (3)

Auf diese Weise ist eine Fülle von Daten zusammengekommen, die einige interessante Aussagen zulassen. Allerdings sind sich die Forscher wohl zweier Schwächen dieser Methoden zu wenig bewusst gewesen. Man darf nämlich die Aufwölbung oder das Zusammensinken der Brustregion beim Vogel nicht wie beim Säugetier unbesehen als Indiz für die Bewegung der Luft im Atemtrakt heranziehen. Diese Veränderungen sind im Grunde lediglich ein Mass für die Luftmenge beziehungsweise den Druck in den vorderen Luftsäcken. Wie Analysen des Gasgemisches, der Aktivität von Chemorezeptoren und der Muskelpotentiale aufzeigen, nimmt der aktive Anteil an der Atemfunktion von den zuhinterst gelegenen Abdominalsäcken her gegen vorne stetig ab (4). Am besten lässt sich das Problem am Beispiel der Grünlingsphonation (Abbildung 34 c) illustrieren: Während dem ersten Teil der Ausatmungsphase füllen sich die vorderen Säcke erst auf, was fälschlich als Indiz für Einatmungsvorgänge aufgefasst werden könnte. Zu diesem Zeitpunkt können aber, wie gezeigt worden ist, auch ohne grossen Druck im Luftsack schon Lautäusserungen auftreten. Die vorderen Luftsäcke nehmen solange rasch an Volumen zu, bis ihre recht zähen Häute ein weiteres Aufblasen zu sehr erschweren und verbleiben dann während einem grossen Teil der Ausatmungsphase mehr oder weniger in diesem starken Füllungsgrad. Ein Umstand, der einen scheinbaren Atemstillstand vortäuscht, obwohl direkte Messungen einen recht kontinuierlichen Luftstrom in verschiedenen Teilen der Vogellunge während praktisch allen Atemphasen aufzeigen (vgl. III/A/c/2).

Mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich der vermeintliche Nachweis einer extremen Ausatmung am Ende eines sekundenlangen Kanarienvogelgesangs auf eine solche Fehlinterpretation zurückführen. Es ist deshalb schwierig abzuschätzen, inwieweit die von CALDER erstmals postulierten "Hechelatemzüge" (engl. mini-breaths) in dieser Form eine Realität sind. Sie könnten durchaus auch auf das Konto einer falschen Beurteilung von durch einzelne Schallstösse verursachten kurzfristigen Druckabfällen in den Luftsäcken gehen.

Unbestritten ist jedenfalls, dass ein wie auch immer gearteter mehr oder weniger fortlaufender Ersatz der "versungenen" beachtlichen Luftmengen erfolgen muss und dass der Vogel wegen des grossen trachealen Totraumes durch solche Kurzatmung den Gasaustausch kaum verbessern kann (1). Er muss letzteres auch nicht unbedingt auf diesem Wege bewerkstelligen, lassen sich doch selbst bei den ausdauerndsten Sängern alle paar Sekunden Unterbrüche von 1 - 2 Zehntelsekunden nachweisen (2). Diese Atempausen sind zwar für den Zuhörer praktisch nicht festzustellen, genügen jedoch einem Singvogel um kurz einzuatmen.

4) Phonation und Atmung im Flug (3)

Ueber die Atmungsphysiologie und Lautgebung im Flug ist infolge der beträchtlichen messtechnischen Schwierigkeiten nur wenig bekannt. Man hat nachweisen können, dass Flügelschlag und Atemphasen nicht generell miteinander gekoppelt sind, sondern dass je nach Vogelart zwischen einer einfachen 1:1 Zuordnung (Tauben, Krähen u. a.) oder Zahlenverhältnissen wie beispielsweise 5:1 (Enten, Fasan u. a.) und einem regellosen Nebeneinander (Kolibri) alle Varianten auftreten. Im Laufe des Fluges kann die Kopplungsweise auch plötzlich ändern und selbst gebrochene Werte wie 1,5:1 lassen sich beobachten, wobei die einzelnen Atemzüge dann meist unterschiedlich lang sind. Es wird bevorzugt vom Ende eines Flügel-Aufschlages an eingeatmet.

Die Kolibristimme weist eine Grundfrequenz auf, die genau der Flügelschlagfrequenz entspricht. Die einzelnen Rufe liegen dagegen mit der von der Flügelbewegung unabhängigen Atmung in Phase und sind zwischen Bruchteilen und einer ganzen Ausatemungsphase lang.

B) DIFFERENZEN BEIM SINGVOGEL

Auch bezüglich der Physiologie drängt sich in einigen Punkten eine gesonderte und detailliertere Behandlung mancher Eigenheiten des Singvogeltypus auf.

a) Die doppelte Schallquelle

Die Vogelsyrinx ist das einzige Stimmorgan eines Warmblüters, das zwei unabhängig nebeneinander funktionierende Schallquellen aufweist.

1) Der Nachweis einer getrennten Funktion der Syrinxhälften

Schon die Betrachtung der asymmetrischen Situation bei den Erpeln hat deutlich gezeigt, dass viele Vögel in ihren beiden Syrinxhälften über zwei prinzipiell weitgehend von einander unabhängige Schallquellen verfügen. Abgesehen von solchen Sonderfällen verhalten sich die verschiedenen Pho-

Abbildung 35: NACHWEIS ZWEIER VONEINANDER UNABHAENGIGER STIMMEN

a = ungefiltertes Oszillogramm; b = Sonogramm; c = gefiltertes Oszillogramm der höheren Stimme; d = gefiltertes Oszillogramm der tieferen Stimme einer Singammer (*Melospiza melodia*); e = ausgemessene Momentanfrequenzen der beiden Stimmen. (alle Abbildungen aus GREENEWALT 1968)
f = höhere Stimme von ca. 2600Hz und g = tiefere Stimme von ca 2000Hz einer anderen Vogelart, als 'white-necked thrush' bezeichnet. Die Ausschnitte sind je 80 Millisekunden lang.
h = obere Stimme (ca. 5000Hz) und i = untere (ca. 3700Hz) einer Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). Die Ausschnitte sind je 20 Millisekunden lang.

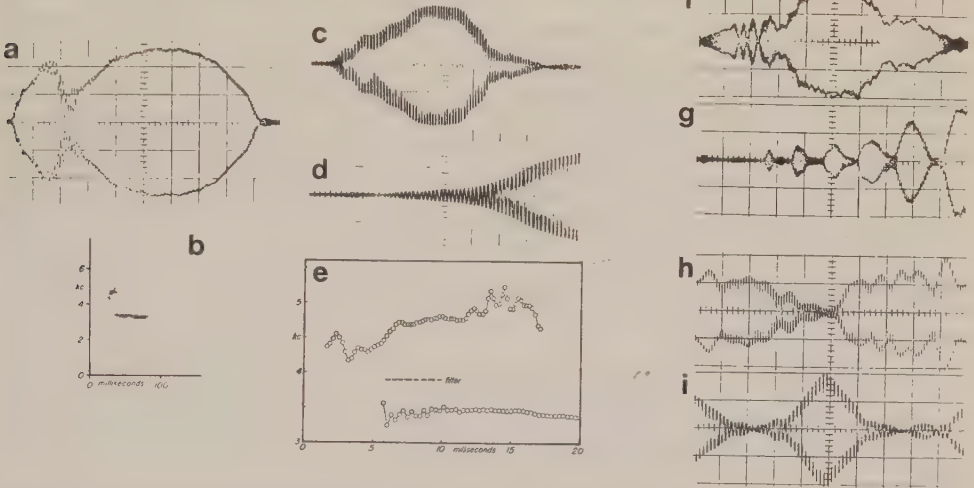
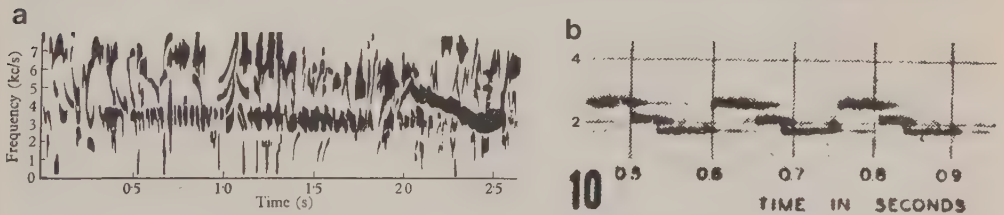


Abbildung 36: UNGEFILTERTE SONAGRAMME KOMPLEXER GESANGSAUSSCHNITTE:

a = Goldzeisig (*Spinus tristis*) aus THORPE 1961; b = Fuchsdrossel (*Hylocichla mustelina*) aus BORROR and REESE 1956.



nationseinheiten ausserhalb der Singvogelverwandtschaft zwar meistens in jeder Beziehung gleichwertig. Bei den eigentlichen Singvögeln aber begegnet uns nun durchwegs eine lediglich anatomisch identische, physiologisch jedoch ungleichwertig wirkende Doppelstruktur.

Den Beweis für eine sowohl bezüglich des Frequenzverhaltens wie auch des Amplitudenverlaufs autonome Funktionsmöglichkeit der einzelnen Hälften hat die Auswertung entsprechend gefilterter Sonagramme geliefert. Mit einem beträchtlichen elektronischen Aufwand gelingt es – sofern die Teilklänge ein einfaches Spektrum aufweisen und sich tonhöhenmässig genügend unterscheiden – maximal zwei Stimmen so klar von einander zu trennen, wie diese die Figuren in Abbildung 35 demon-

strieren. Weniger genau untersuchte Beispiele (Abbildung 36) haben manche Forscher zur spekulativen Annahme von drei, vier oder noch mehr von einander unabhängigen Mechanismen inspiriert (1).

2) Grundsätzliche Konsequenzen einer doppelten Lauterzeugung

Die Sonagramme von Lautäusserungen sind bei Singvögeln oft schwieriger zu beurteilen als man denkt. Nicht nur, dass die eine Syrinxhälfte beispielsweise geräuschhafte Sequenzen zu artikulieren vermag, während die andere ohne weiteres eine Folge von reinen Tönen erzeugen kann. Sondern neben den komplexen einzelnen Modulationen von Frequenz und Lautstärke muss man immer noch mit den Effekten einer wechselseitigen Ueberlagerung von zwei Schallereignissen mit all ihren Konsequenzen rechnen (teilweise Verstärkung, Abschwächung und sekundäre (Inter-)Modulation). Weiter sind die schon in den vorhergehenden Kapiteln diskutierten Oktavsprünge und unerwartet auftretenden Teilschwingungen der Membranklänge zu berücksichtigen. Man kann sich also leicht vorstellen, dass einige Autoren irgendwelche solche Teiltöne, Seitenbänder oder Intermodulationsfrequenzen als eigenständige Stimmen interpretiert haben und dadurch zu ihrer 'Vier-Quellen'-Hypothese verleitet worden sind. Zum Beispiel lässt sich eine gewisse Parallele zwischen den Frequenzsprüngen in der Abbildung 36 b und denjenigen in der Abbildung 24 d nicht von der Hand weisen. Vor allem wenn man bedenkt, dass ein Singvogel mit seinen vielfältigen Steuermöglichkeiten solche Effekte wohl unschwer gezielt und ohne gleichzeitige Frequenzänderungen hervorzubringen vermag.

Bei den Nicht-Singvögeln scheint eine starke mechanische oder akustische Kopplung zwischen den beiden in der Regel völlig spiegelbildlich aufgebauten Einheiten die weitgehende Gleichschaltung der beiden Schallquellen zu bewirken, wodurch sich die Einzellautstärken problemlos paarweise addieren. Bei den Singvögeln dagegen sind die beiden Stimmechanismen derart unabhängig von einander ausgelegt, dass grösste Lautstärken aller Wahrscheinlichkeit nach stets das Produkt der Funktion von jeweils nur einer Syrinxhälfte darstellen. Denn es kann kaum auf beiden Seiten exakt die gleiche Frequenz, Modulation und Phasenlage eingehalten werden (2). Die in ihrer eigentlichen Bedeutung noch unverstandene, bei manchen Singvögeln aber gut entwickelte Halbmondfalte (vgl. III/A/b/2) könnte im Gegenteil gerade die akustische Entkopplung der beiden Teilsysteme verbessern helfen.

Dass bei zwei getrennt arbeitenden aber doch aufs engste zusammenwirkenden Stimmen sich die Steuerungsprobleme gegenüber einem einfachen Fall nicht nur verdoppeln, sondern sogar potenzieren, versteht sich von selbst.

(1): 17, 238

(2): 76

b) Die Kontrolle der Lautäusserungen

Die Steuerung der Singvogelsyrinx ist nicht nur wegen der Komplexität der von ihr zu erzeugenden Lautmuster, sondern auch infolge der verdoppelten Zahl von sich zudem wechselseitig beeinflussenden Funktionseinheiten ungleich komplizierter als diejenige anderer Stimmorgane.

1) Die Nervensteuerung

Es konnte in unzähligen Verhaltensstudien nach dem Durchtrennen einzelner Nervenbahnen - zum Teil auch kombiniert mit einem solchen der entsprechenden Muskulatur (1) - nachgewiesen werden, dass eine unterschiedliche Steuerung der beiden Syrinxhälften im Falle von Singvögeln mit intaktem Gehör (2) selbst bei den einfachsten Rufen und von frühester Jugend an stattfindet. Wird nämlich die Nervenversorgung linksseitig unterbrochen, so fällt entweder der überwiegende Teil der Lautäusserungen gänzlich und für immer aus, oder er tritt nur noch als unmoduliertes Zwitschern in Erscheinung (vgl. B 2+3 in Abbildung 39 a). Bei Zerstörung der rechts gelegenen Nervenbahnen ist dagegen entweder gar kein Effekt zu beobachten, oder nur wenige einfache Elemente gehen verloren. (3)

Von den in der anatomischen Betrachtung erwähnten Syrinxnerven (vgl. III/A/c/1) scheint übrigens einzig die Sektion des Recurrensastes des Vagus ohne Einfluss auf die Lautgebung zu sein, während in allen andern Nerven sowohl motorische wie - aus histologischen Gründen - auch sensible Fasern vermutet werden (1).

Ausser beim Menschen sind also damit auch bei einer verwandtschaftlich weit entfernten Wirbeltierklasse Entwicklungstendenzen zu einer einseitig überwiegenden zentralnervösen Kontrolle (Lateralisation) einer komplizierten Steuerfunktion festgestellt worden. Ähnlich wie in unserem Fall kann dort ebenfalls während der frühen Jugend bei einer Störung der dominanten Hälfte das nicht prädestinierte andere Zentrum noch ersatzweise zur vollen Uebernahme der Funktionen gelangen. Später aber zieht der Ausfall des wichtigeren - beim Singvogel linken - Hirnteiles den bleibenden Verlust eines Grossteils der Lautäusserungen nach sich.

Da der Bauplan des Stimmorgans bei den verschiedenen Singvogelarten und auch Gattungen recht einheitlich ist, verdankt die Vielfalt der Laute ihren Ursprung praktisch ausschliesslich unterschiedlichen nervösen Reizmustern. Solche Serien von Nervenimpulsen scheinen bei den Vertretern wenig evoluierten Vogelgattungen und beim erwachsenen Singvogel (vgl. II/B/b) ohne nachweisbare periphere Rückwirkungen direkt der Hauptbahn im Stimmzentrum zu entstammen; also dem kleinzelligen Nucleus intercollicularis im Torus semicircularis des Mittelhirns, wo sich durch differenzierte künstliche Reizung auch allerlei Lautäusserungen auslösen lassen (4). Auf eine mögli-

(1): 179

(2): 181

(3): 140, 141, 176, 177

(4): 24, 41, 189, 191, 192

che geringe periphere beziehungsweise proprioceptive Kontrolle der zeitlichen Abfolge der Muster deuten nur einige wenige Beobachtungen während Sektionsexperimenten hin (1). Im übrigen haben sich von den Atemnerven eines vollständig immobilisierten Huhnes komplette repetitive Folgen von Steuerimpulsen ableiten lassen (2), und auch Singvögel zeigen zum Beispiel nach der Durchtrennung einzelner Nervenbahnen keinerlei Tendenz, die Ausfälle im Repertoire "nach Gehör" wieder irgendwie zu ergänzen. Entweder ein Element verliert seine ursprüngliche Ausprägung ganz, ohne dass der Vogel zu einer Korrektur fähig ist, oder es bleibt praktisch vollständig erhalten (3).

2) Die innere Muskulatur

Während sonst der Steuerung der Atmungsmuskulatur eine entscheidende Bedeutung für die Kontrolle der Lautäußerungen zukommt, dürfte sie im Falle der Singvögel ausser bei extrem pulsierenden Passagen nur von zweitrangigem Einfluss sein. Darauf weist einmal deren Fähigkeit hin, ihre beiden Teilstimmen unabhängig voneinander anzuheben oder verstummen zu lassen. Weiter schränken bei ihnen die untereinander weitgehend kommunizierenden vorderen Luftsäcke und das geringe gesamtthaft zur Verfügung stehende Atemvolumen die Möglichkeiten der Variation von Druck- und Durchflusswerten sehr stark ein. Schliesslich sind solche Effekte infolge der beträchtlichen Komprimierbarkeit der Luft mit einer zu grossen Trägheit behaftet, als dass sie allein es erlauben würden, eine Tonfolge wiederholt so exakt zu modulieren, wie dies die Abbildung 37 am Beispiel einer Singammer-Phonation aufzeigt. Eine derartige Formkonstanz lässt sich nur durch die Annahme einer gleichzeitigen direkten Veränderung der Membraneigenschaften via Syrinxmuskulatur erklären.

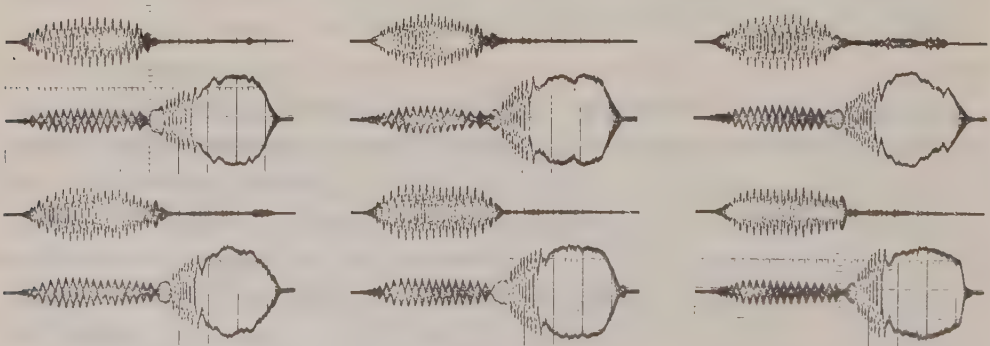
(1): 141

(2): 168

(3): 179

Abbildung 37: DIE ENTSPRECHENDEN PASSAGEN AUS SECHS AUF EINANDERFOLGENDEN GESÄNGEN DER SINGAMMER IM VERGLEICH (aus GREENEWALT 1968)

Die Ausschnitte sind 100 Millisekunden lang, das Filter zwischen den Stimmen liegt bei 6000Hz.



Die Grenze der schnellsten unmittelbaren muskulösen Modulationsmöglichkeiten dürfte bei maximal etwa 300 pro Sekunde liegen, vorausgesetzt, die Syrinxmuskeln reichen physiologisch an andere äusserst schnelle Wirbeltiermuskeln heran (1). Dann würde diese Limite nämlich sowohl mit dem Scheitelwert der im Gesangsgeschehen allgemein beobachteten Modulationsfrequenzen wie auch mit der Schwelle des Auflösungsvermögens des Vogelohres für solche Phänomene (II/A/b/4) gut übereinstimmen.

Ob trotz dem Fehlen von experimentellen Befunden möglicherweise doch niedrigfrequente Vibrationen der Labien als Alternative zur Muskelsteuerung für die verbreiteten mit fast konstanter Stärke und relativ gleichförmiger Geschwindigkeit auftretenden Frequenz- und Amplitudenmodulationen im Singvogelgesang verantwortlich gemacht werden müssen, ist schwer abzuschätzen (2).

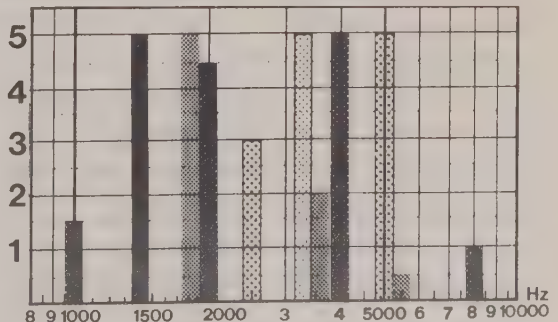
Zur Bewegungsweise der einbezogenen Knochenelemente liegen bei Staren und Krähen experimentelle Hinweise vor. Diese Ergebnisse sind in die Aufzählung der Muskelfunktionen unter III/A/b/3 bereits miteinbezogen worden. Es erübrigt sich hier eine Wiederholung dieser Daten, da die genau akustischen Auswirkungen der verschiedenen muskulösen Strukturen nach wie vor im Dunkeln liegen (3). Die einzigen Beobachtungen am frishtoten Tier bei künstlicher Phonation sind viel zu vage umschrieben, als dass sie Aufschluss über mögliche Steuerprinzipien liefern könnten.

3) Die Steuerleistungen

An diesem Punkt ist die Erforschung der Funktionsweise des Vogelstimmorgans wohl an einer kaum zu überwindenden Grenze angelangt. Modellversuche vermögen bestenfalls noch die Richtung zu weisen (Abbildung 38). Denn alles deutet darauf hin, dass auch die natürlichen Schallquellen nicht etwa über mehrere von einander unabhängige Mechanismen zur Erzeugung von harmonischen Spektren oder reinen Tönen, sowie zu deren Lautstärkenregelung oder Tonhöhenänderung verfügen. Sondern der Singvogel selber scheint diese grundsätzlichen klanglichen Möglichkeiten seiner Stimmhöh-
(1): 42, 91 (2): 214 (3): 30, 162

Abbildung 38: VERSCHIEDENE KLAENGE DER GLEICHEN MODELLSYRINX

bei Variation des Luftdurchflusses und der Labiumvorwölbung; an der Modellmembran selbst ist nichts verändert worden. Die Teiltöne desselben Membranklanges sind jeweils mit der gleichen Signatur gekennzeichnet. Die Gesamtlautstärken sind willkürlich so gewählt, dass der lauteste Teilton 5 Einheiten erreicht. Der reine Ton von 1400Hz ist mit dem Messton in Abbildung 31 b identisch.



te erst während der Lernzeit in den Griff zu bekommen. Der breite, schwankende Frequenzverlauf, die Geräuschhaftigkeit und mangelnde Dynamik des Jugendgesangs mit seinen zahlreichen harmonischen Spektren (vgl. Abbildung 3) spricht ebenso für diese Annahme, wie der Rückfall in ein einförmiges Zwitschern ohne deutliche Tonhöhenänderung mit einem breiten Spektrum über beziehungsweise unter dem normalen Bereich nach der Denervierung der Syrinx (Abbildung 39 a). Derartige Beobachtungen weisen unmissverständlich nach, dass beim Singvogel die Wiedergabe der typischen reinen, in bezug auf Klangcharakter, Tonhöhe und Lautstärke exakt kontrollierten Töne ein Resultat sehr komplexer Steuerleistungen sein muss. So kompliziert sein anatomisches Instrumentarium ausgelegt ist, es scheint ihm keineswegs einfach einige geeignete Muskelpaare für die Amplitudenkontrolle sowie zwei drei andere für die Frequenzregelung zur Verfügung zu stellen.

Es ist also kein Zufall, wenn relativ reine Töne nur als Resultat einer durch oft abenteuerliche anatomische Sonderbildungen (extreme Trachealängen oder Resonanzsäcke etc.) erzielten starken Dämpfung der Unreinheiten von durchschnittlichen Membranklängen, oder als das Endprodukt stimmlicher Evolution bei den am höchsten evoluierten Vogelordnungen vorkommen. Die Steuerungsvorgänge sind im Zuge dieser Entwicklung derart heikel geworden, dass sich jeder einzelne Vogel die arttypischen klanglichen Ausdrucksweisen entsprechend seinen speziellen anatomischen Gegebenheiten selbständig und gezielt zu erarbeiten hat. Tiere bei denen dieses Lernvermögen durch frühe Täubung blockiert ist, treffen deshalb mit ihrer Phonation kaum je das Klangbild ihrer ungestörten Artgenossen (Abbildung 39 b). Unter den Singvögeln scheinen im Gegensatz zu den meisten übrigen Vogelordnungen bei keiner Art ausreichende Steuerprogramme als ausgestaltete motorische Koordinationen vererbt werden zu können. Diese bedürfen offenbar stets noch individueller Korrekturen (vgl. II/B/b/3)

Um zu einer differenzierten Stimme zu gelangen, die schliesslich Lautstärke und Tonhöhe unabhängig von einander zu variieren vermag, sind grundsätzlich zwei extreme funktionelle Entwicklungsrichtungen denkbar. Entweder die entscheidenden Strukturen sind vergleichsweise träge (menschlicher Kehlkopf, Zunge, Lippen) und starr (vom Hals-, Rachen-, Nasen- und Mundraum bis hin zu den Zähnen) im Verhältnis zum Medium. Die einfache Beeinflussung des Schallgeschehens wird in diesem Fall jedoch mit einer relativen Armut an Nuancierungsmöglichkeiten erkaufte.

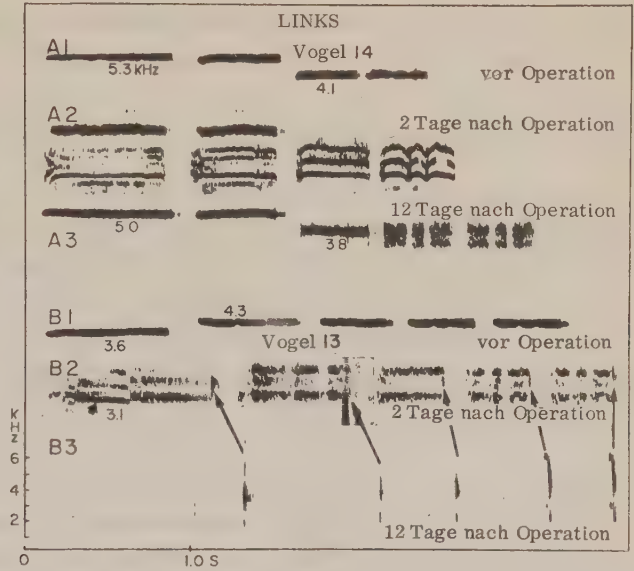
Oder praktisch uneingeschränkte stimmliche Variabilität ist das Ziel, welches dann aber nur durch meisterhaft beherrschte Kontrollmechanismen erreicht werden kann (1). Dies entspricht der Tendenz beim adulten Singvogel, wo ein nur wenige Mikrometer dünnes elastisches Häutchen ziemlich lose zwischen zwei konkurrierenden Lufträumen flattert, ansetzend an Dutzenden von Knorpel- und Knochenelementen, die über fast ebensoviele Muskeln dirigiert das wilde Spiel zu zähmen und in geordnete Bahnen zu lenken erlauben.

Selbst die begabtesten Sänger können dabei aber nicht völlig verbergen, dass sie sich mit ihrem Gesang dauernd an den Grenzen des Möglichen bewegen. Denn wie ausführlich erläutert (IV/A/b/5+6),

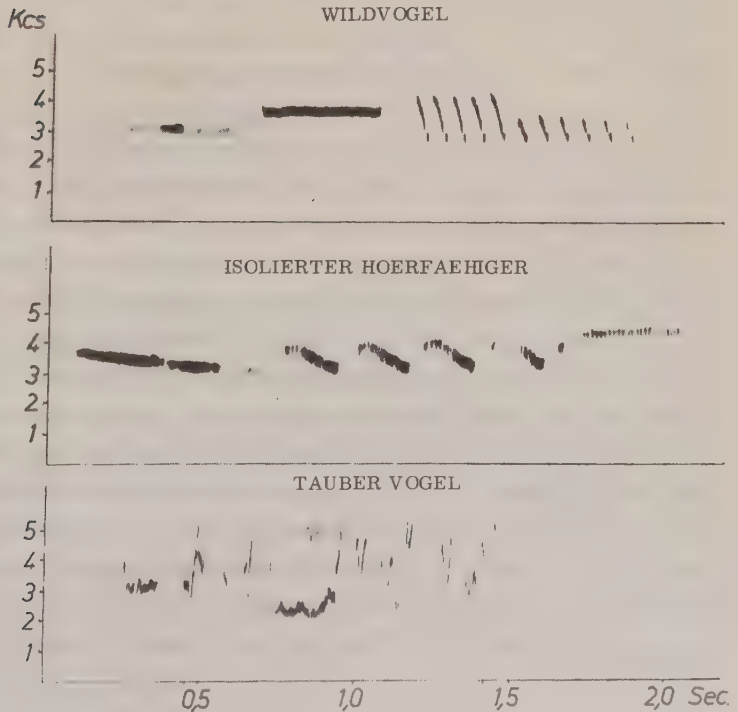
(1): 251

Abbildung 39: DIE BEDEUTUNG DER STEUERLEISTUNGEN FÜR DIE ERZEUGUNG VON REIN KLINGENDEN SINGVOGELLAUTEN

a) Das Auftreten von geräuschhaften harmonischen Spektren nach dem Durchtrennen der linksseitigen Nervensteuerung beim Dachsammerfink (Zonotrichia leucophrys, aus LEMON 1973)



b) Die Unfähigkeit eines als Nestling getübten Dachsammerfinken zur Produktion von reinen Tönen (aus KONISHI 1965 b)



lassen sich mit Hilfe akustischer Analysenmethoden folgende Fakten nachweisen: Lautstärken- und Tonhöhenmodulationen treten nicht nur stets mehr oder minder zusammen auf, sondern auch über den ganzen Frequenzbereich ihres Repertoires betrachtet ist eine streng gesetzmässige Kopplung von Frequenz und Amplitude sowie Obertonspektrum zu erkennen.

4) Der Tonhöhenumfang und die Komplexität des Singvogelgesangs

Der Frequenzumfang der Grundtöne kann bei einem einzelnen Singvogel bis etwa vier Oktaven betragen, während eine Uebersicht über die Lautäusserungen verschiedener Vogelordnungen Trägerfrequenzen zwischen 85 und 10 700 Hertz ergibt, also einen Umfang von sieben Oktaven; so gross wie derjenige unserer musikalischen Stammtöne (1). Werden die Teil- und Obertöne in die Betrachtung miteinbezogen, erweitert sich das Spektrum noch beträchtlich, doch liegt der Grossteil dieser Frequenzen mit Sicherheit ausserhalb des Hörbereichs der Vögel und ist für sie damit biologisch kaum von Bedeutung.

Das auffälligste Merkmal der Singvogelsyrinx ist ihre grosse Zahl an inneren Stimmuskelpaaren (vgl. III/A/b/3). Deshalb ist über den Zusammenhang von Muskelapparat und Singvermögen schon viel geschrieben worden. Dabei kommt zum Ausdruck, dass genauso wie eine gewisse Vergrösserung der Stimmöglichkeiten mit zunehmender Komplizierung der Syrinxorganisation nicht abgestritten werden kann, im einzelnen jedoch nie ein direkter Schluss von der Entwicklungshöhe der inneren Muskulatur auf die tatsächlichen Lautäusserungen möglich ist. Zum Beispiel können Gimpelweibchen, welche eine deutlich schwächer ausgebildete Muskulatur als die Männchen und im Freileben - sozial bedingt - auch einen "entsprechend" kleineren Stimmumfang aufweisen, in Gefangenschaft genauso gute Sänger werden, wie die freilebenden Männchen. In einzelnen Vogelfamilien werden ähnliche Gesänge bei recht unterschiedlicher Syrinxmuskulatur angetroffen, und bei anderen wiederum Sänger mit hoch differenzierter Syrinx, welche ihre Möglichkeiten aber überhaupt nicht ausschöpfen. Man denke hier auch an die Imitatoren, die ja für Mensch und Tier oft nicht unterscheidbar die Gesänge von ganz anders organisierten Vögeln nachzuahmen verstehen.

Die Komplexität der Muskulatur hat allgemein weniger Einfluss auf die Kompliziertheit des Gesanges, als vielmehr auf den Frequenzumfang, innerhalb welchem die Modulationen noch kontrolliert werden können, was nach dem im letzten Abschnitt Gesagten durchaus verständlich erscheint. Vor allem wenn man bedenkt, dass bei kontinuierlichen Tonhöhenänderungen fortlaufend den Unstetigkeiten einer Abfolge von prinzipiell wirksamen Membranresonanzen ausgewichen werden muss(26 a). Rein von der Kunstfertigkeit her beurteilt zeigen nämlich einige amerikanische Singvogelverwandte (Tyranniden) Gesänge, welche sehr viel virtuoser sind, als mancher Oscinengesang, obwohl die Vertreter jener Unterordnung nur drei Paar innere Muskeln aufweisen.

C) UEBERSICHT UEBER DIE ERGEBNISSE UND DAS VORGEHEN IM PHYSIOLOGISCH-FUNKTIONALEN HAUPTTEIL

Die wichtigsten gefundenen Gesetzmässigkeiten lassen sich wie folgt zusammenstellen:

1. Praktisch ausnahmslos weisen die Vertreter aller Vogelarten in der Syrinxregion eine oder mehrere Stellen auf, wo sich extrem dünne Membranen ins Lumen des Atemtraktes vorwölben können. Nach ihrer Lage und Konfiguration lassen sie sich zu fünf funktionellen Typen zusammenfassen (vgl. Seite 54 ff.).
2. Während dem normalen Atmen ist die Vorwölbung solcher Paukenhäute gering; für die Lautgebung wird das Stimmorgan durch Luftdruck- und Muskeleinflüsse in Phonationsstellung gebracht, wobei sich dann der Querschnitt von Trachea oder Bronchien lokal stark verengt (vgl. S. 58 ff.)
3. An jeder solchen Verengungsstelle laufen vergleichbare Schwingungsvorgänge ab, die auf einfachen physikalischen Gesetzmässigkeiten beruhen (vgl. S. 62+65).
4. Die so entstehenden Membranklänge lassen sich nur schwer mit anderen akustischen Phänomenen vergleichen. Ihre Eigenschaften hängen stark von den physiologischen Gegebenheiten ab. Als generelle Charakteristika weisen sie Merkmale auf wie
 - einen grundsätzlich vielfältigen Obertongehalt wegen der Möglichkeit mannigfaltiger Teilschwingungen,
 - eine enge Kopplung zwischen Schwingfrequenz, Lautstärke respektive Obertonspektrum untereinander sowie deren direkte Abhängigkeit von der Anatomie und Physiologie,
 - sprunghafte Veränderungen einzelner Merkmale bei kontinuierlicher Variation anderer, namentlich physiologischer Grössen (vgl. S. 66 ff.).
5. Einen unmittelbaren Einfluss auf das Bewegungsverhalten der Stimmhäute üben vor allem diejenigen Faktoren aus, welche auch für das Entstehen des Schwingvorganges von bestimmender Bedeutung sind: Nämlich die Geometrie und Einspannung der Paukenhäute, veränderbar mittels der Stimmuskulatur, sowie die via Atemmuskeln kontrollierten Druckverhältnisse zu beiden Seiten der Membranflächen respektive die von der Fliessgeschwindigkeit des Luftstromes abhängigen BERNOULLI-Kräfte.
6. Bei den weniger hoch evoluierten Vogelordnungen wird in der Regel keine sehr fein differenzierte Steuerung der zuletzt genannten Einflussgrössen beobachtet. Dort führt das Zusammenspiel der unzähligen Schwingungsmöglichkeiten von zum Teil sehr unterschiedlich geformten Membranen und die Dämpfung oder Anhebung einzelner Bereiche der Obertonspektren durch die akustischen beziehungsweise mechanischen Resonanzeigenschaften von anatomischen Strukturen zu einer kaum überschaubaren Vielfalt von Klangnuancen. Der zeitliche Ablauf der Lautäusserungen, wie auch deren Frequenz und in gewissem Umfang der Klangcharakter, werden hier überwiegend durch die Atemmuskeln geregelt.

7. Die Kontrolle der komplizierten physiologischen Verhältnisse fällt auch einem Singvogel mit seiner speziellen Syrinxmuskulatur nicht leicht. Nur durch wochen- oder monatelanges Einüben der Steuervorgänge während seiner Jugend und die Verankerung der entsprechenden Programme als zentralnervöse Muster ist es einem heranwachsenden Sänger möglich, ein Repertoire von in Frequenz, Klangfarbe und Lautstärke genau festgelegten Sequenzen aufzubauen. Die unerhörte Mannigfaltigkeit von Gesangsformen bei fast identischen anatomischen Voraussetzungen macht deutlich, dass bei den Oscinen die zentralnervösen Steuerleistungen zum entscheidenden Faktor ihrer stimmlichen Möglichkeiten geworden sind.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit ist stets versucht worden

- die Tatsache zu berücksichtigen, dass das Funktionsprinzip des Vogelstimmorgans eine Einmaligkeit im Stamm der Wirbeltiere darstellt, mit allen sich daraus ergebenden Konsequenzen,
- die unglaubliche Vielfalt im grobmorphologischen Aspekt der Syrinxbildungen bei der Suche nach umfassenden Prinzipien weder zu übersehen noch ihre physiologische Bedeutung zu überschätzen,
- nur unter streng physikalischen Versuchsbedingungen hervortretende Gesetzmässigkeiten nicht unbesehen auf die komplizierten anatomischen und physiologischen Verhältnisse im Vogelkörper zu übertragen,
- für die Mannigfaltigkeit der Lautäusserungen nicht allzusehr den Aufbau der Stimmorgane verantwortlich zu machen, sondern den Schlüssel zum Verständnis der komplexen akustischen Phänomene, namentlich bei den höher evoluierten Vogelordnungen, genauso in den Steuerleistungen zu suchen.

Das Hauptgewicht der praktischen Arbeit hat zuerst auf in vitro Experimenten mit anatomischem Material aus verschiedenen Vogelgattungen gelegen. Dabei ist eine spezielle Versuchsanordnung zur Anwendung gelangt, welche es nicht nur erlaubt hat, die physiologischen Verhältnisse der Syrinxregion (Luftfeuchtigkeit, Druckverhältnisse in den Bronchien sowie dem umgebenden claviculären Luftsack) nachzubilden, sondern auch anatomische Veränderungen (Umlagerung zur Phonationsstellung) in gewissen Grenzen kontrolliert zu simulieren; und zwar bei gleichzeitiger Möglichkeit einer zuverlässigen mechanischen Fixierung in jeder beliebigen Position,

Einen zweiten Ansatz stellt die Abklärung der Eigenschaften solcher Präparate mittels akustischer Methoden dar. Die Resonanzwirkung verschiedener Strukturen ist mit Hilfe von Rauschsignalen und in ihrer Frequenz variierten Sinustönen ausgemessen worden.

Drittens sind mehrere Reihen von Modellversuchen durchgeführt worden. Sie haben die Beurteilung der Eigenheiten von Membranklängen sehr erleichtert.

Und an vierter Stelle schliesslich hat die Beobachtung zahlreicher Vögel bei der Lautgebung zu manchen grundlegenden physiologischen Fragestellungen Aufschlüsse vermittelt.

V) ANHANG

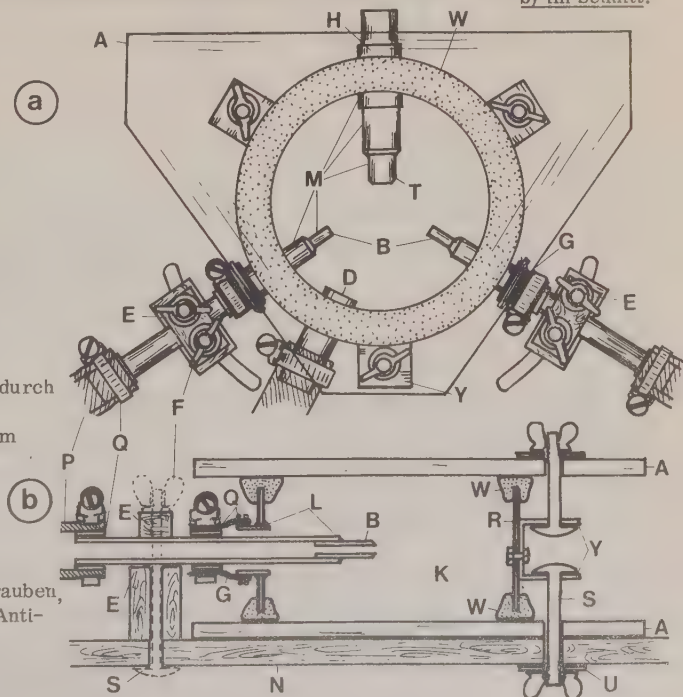
A) TECHNISCHE ANMERKUNGEN ZU DEN EINZELNEN UNTERSUCHUNGSMETHODEN

a) Zusammenstellung der Experimente mit anatomischem Material

Für die physiologischen Untersuchungen ist tiefgefrorenes anatomisches Material von mehr oder weniger frisch toten Tieren unter stetiger Befeuchtung aufgetaut und dann in die Kammer nach Abbildung 40 montiert worden. Die durchfliessende Luft aus Druckflaschen ist nach dem Passieren von siedendem Wasser in einem 1-Liter Erlenmeyerkolben, anschliessendem Abkühlen auf Raumtemperatur (23°C) in einem Kühler nach Dimroth und Durchleiten durch eine als Wasserabscheidegefäss dienende 3-halsige Wouff'sche Flasche mit Wasserdampf gesättigt. Sie ermöglicht deshalb auch längere quantitative Messreihen ohne eine starke Verfälschung der Resultate durch die Effekte von Austrocknungsvorgängen. Zur Ueberprüfung der Drucksituation sind an drei Stellen für die Erfassung des Gesamtdrucks, Aussendrucks sowie Bronchiendrucks einfache U-Rohr-Manometer (Glasrohre 6/8mm) mit Wasserfüllung angeschlossen worden. Die Lufttemperatur ist über ein Thermometer verfolgt worden, das durch einen Gummistopfen im mittleren der drei Hälse der Wouff'schen Flasche geführt in den Gasraum dieses Wasserabscheidegefässes hineinragt.

Abbildung 40: SCHEMA DES AUFBAUS DER EINGESETZTEN "DRUCKKAMMER" a) von oben; b) im Schnitt.

- A= Acrylglasscheibe 8mm
B= Bronchienanschluss
D= Druckeinlassöffnung für den
Kammer-(Aussen-)Druck
E= Einspannung zur Fixierung
der Bronchienanschlüsse
F= Flügelmutter
G= Gummischlauch
H= Halterung des Trachealan-
schlusses
K= Kammerlumen
L= Lötstelle
M= Messingrohr
N= Novopan-Spanholzplatte
P= PVC-Schlauch
Q= Quetschstellen zur Dichtung durch
Draht oder Schraubbriden
R= Rohrabchnitt, Stahl 66/70mm
als Kammerwand
S= Schlossschraube
T= Trachealanschluss
U= Unterlagscheibe
W= Weichgummidichtung
Y= Verankerung für Schlossschrauben,
aufgeschraubtes 25/2mm U-Anti-
corodal-Profil



Ueber die besonderen Zielsetzungen und Versuchsverläufe der einzelnen mit Hilfe dieser Grund-ausrüstung vorgenommenen Untersuchungen gibt die Tabelle 4 zusammen mit der Abbildung 41 und deren Erläuterungen (Seiten 109+110) Aufschluss. Die Reihenfolge der Aufzählung entspricht dabei weitgehend der chronologischen Abfolge der Experimente. Der zuletzt aufgeführte Pelikan ist wegen seiner Grösse und das Stimmorgan eines adulten Haubentauchermännchens (*Podiceps cri-status*) wegen seiner Beziehung zur Lunge in situ auf abweichende Weise untersucht worden: In diesen beiden Fällen ist wie in vielen Modellversuchen Phonation beim Ansaugen der Luft von der Luftröhrenseite her erzielt worden.

In bezug auf den Messplatz (Abbildung 41) muss von vorneherein klargestellt werden, dass die zur Auswertung verwendeten Geräte teilweise keine Daten aufweisen, welche dem neuesten Stand der elektronischen und technischen Möglichkeiten entsprechen. Vielfach handelt es sich auch um Eigenanfertigungen des Verfassers, die nicht in jeder Beziehung oder unter extremen Bedingungen ausgemessen worden sind, wie dies bei professionellen Einrichtungen die Regel ist. Dafür hat die eingesetzte Anordnung infolge ihrer relativen Einfachheit, Vielfältigkeit und Flexibilität sowie der Tatsache, dass der Experimentator mit der Bedienung der meisten Apparate seit Jahren bestens vertraut ist, ein während entsprechenden Versuchen rasches und in unterschiedlichen Richtungen vorstossendes Erfassen von Daten erlaubt. Es haben sich hierbei nirgends Hinweise dafür ergeben, dass die Messmethoden mit Fehlern behaftet sind, welche die aus den physiologischen Rahmenbedingungen resultierenden Unsicherheiten übersteigen.

b) Modellversuche

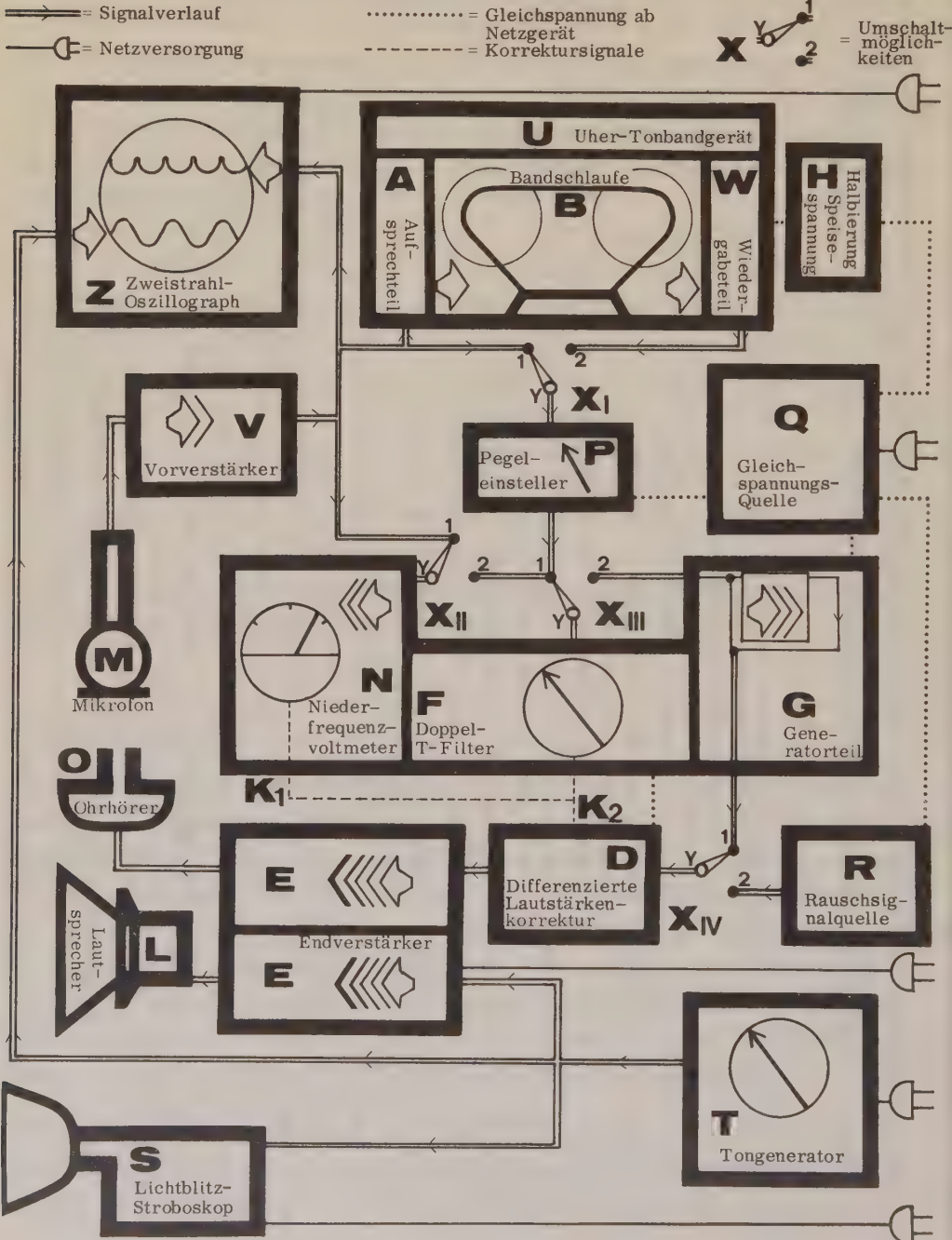
Sämtliche Fragestellungen sind womöglich auch unter Modellbedingungen angegangen worden. Die wichtigsten Ergebnisse solcher Phonationsvorgänge, zu deren Anregung in der Regel die entsprechend abgestufte Saug- oder Druckwirkung eines Haushaltstaubsaugers eingesetzt worden ist, finden sich in den Kapiteln IV/A/a und IV/A/b schon ausführlich dargestellt. Die einzelnen Grössen sind dabei entweder derart unkritisch oder aber andererseits so schwer in Zahlen zu fassen (z. B. die elastischen Eigenschaften der Membranen), dass sich hier eine detaillierte Aufzählung der einzelnen Versuchsschritte erübrigt. Einzig der in den Abbildungen 31 b auf Seite 84 und 38 auf Seite 99 verwendete, von den Schnittzeichnungen in den Kapiteln IV/A/a sowie IV/A/b abweichende Modell-Typ ist in der Abbildung 43 in einer entsprechenden Längsschnittdarstellung vorgeführt.

Bei den Resonanz - Modellversuchen ist technisch analog zu den Experimenten mit anatomischem Material vorgegangen worden; und zwar mittels durchgestimmter Sinustöne, wie auf der Seite 110 im ersten Abschnitt der entsprechenden Erläuterungen dargestellt.

TABELLE 4: ZUSAMMENSTELLUNG PHYSIOLOGISCHER EXPERIMENTE MIT ANATOMISCHEM MATERIAL

<u>Stimmorgan:</u>	<u>Geschlecht und Alter:</u>	<u>Experimentelle Fragestellungen und Bemerkungen:</u>	<u>Auswertung:</u> (vgl. S. 110) <u>A=Bandaufl.,</u>	<u>Zahl reg. Abbildung:</u> <u>Daten:</u>	<u>Resultate:</u> <u>Abbildung:</u> oder Seite
Gallus dom. 1	?, 11Mte	(Beim Auftauen ausgetrocknet)			
Gallus dom. 2	?, 11Mte	Phonationsschwelle und Lautstärke bei wechselnder Einspannung Messung der Schwingungsfrequenz Veränderung der Spektren mit dem Druck Beobachtung der Schwingungsformen Lautstärkenentwicklung in Abhängigkeit vom Druck	Ld Fd Si, 3 A B Ld	21 2 14	Abb. 24d/69
Gallus dom. 3	?, 11Mte	Lautstärkenentwicklung in Abhängigkeit vom Druck Tonhöhenänderung mit dem Druck Tonhöhenänderung mit der Einspannung bei 75cm H ₂ O	Ld Ld Td Td	18 20 20 8	Abb. 28a/77
Gallus dom. 4	?, 11Mte	Phonationsschwelle und Tonhöhe bei wechselnder Einspannung Test identischen Verhaltens zwischen links und rechts	Td Ld, Td	34 6	Abb. 28c/77
Gallus dom. 5	?, 11Mte	Phonationsschwelle (+Lautstärke) bei wechselnder Einspannung	Ld, B	44	Abb. 17/59
Gallus dom. 6	?, 11Mte	Tonhöhe bei wechselnder Einspannung und 17cm H ₂ O	Td	14	Abb. 28c/77
Gallus dom. 7	?, 11Mte	Tonhöhe, Lautstärke und Schwingbewegung bei Druckvariation dito bei Verkürzung der Syrinx um 1mm (1 Bronchus defekt, der andere unspezifisch)	Td, Ld, B Td, Ld, B	18 27	Abb. 24/69 +Abb. 28a/77 +Abb. 28a/77 +S. 79/80
Eurypyga helias	adult	links schwacher Pfeifton bei 65cm H ₂ O	Td	1	S. 59
Abx galericulata	♂ adult	Wirkung der Blockierung des Membranfensters bei 18cm H ₂ O	Td, Si, B, 4A	ca. 130	Abb. 33ef/89
Aythya novaeseel.	♂ adult	Veränderung der Labyrintheneigenschaften (Gumminjektion b. 26cm H ₂ O)	Si, B, 2A	ca. 150	Abb. 33cd/89
Anas platyrhynchos	♂ adult	Schwingbewegung und Tonhöhe sowie Lautstärke gegen Druck	B, Td, Ld, 1A	18	Abb. 27c/76 +Abb. 28ab/77
Threskiornis aethiop.	adult	Schwingbewegung, links- rechts, Tonhöhe- Lautstärke/Druck	B, Td, Ld	9	im Text/95
Somateria mollissima	♀ adult	Einfluss Luftrohrverknüpfung Schwingbewegung, Tonhöhe- Lautstärke gegen Druck	Si, Ti, 7A B, Td, Ld	ca. 200 27	Abb. 30a-e/83 Abb. 28ab/77
Phoenicopterus ruber	adult	Allgemeines Verhalten, Bewegungsablauf bei 22cm H ₂ O/340 Hz Blase bedeutend grösser als anderes ♂, Phonation: Pfeifton Schwingbewegung	B, Td, Ld Td B	3 1	Abb. 27a/76 S. 59 Abb. 27b/76
Cygnus olor	juvenil				
Abx galericulata	♂ alt				
Pelecanus onocrotalus	adult				

Abbildung 41: SCHEMATISCHE UEBERSICHT UEBER DEN AUFBAU DES AKUSTISCHEN MESS-
PLATZES (Ausführliche Erläuterungen dazu auf den Seiten 109 und 110)



S= Lichtblitz-Stroboskop zur Analyse von Schwingbewegungen im physiologischen Experiment und Modellversuch, Strobotac type 1531-A, General Radio Company, zeitweise extern über den Tongenerator (T) getriggert.

T= Tongenerator Hameg HM 118, Frequenzgenauigkeit $\pm 2\%$, Konstanz $\pm 3\%$, Klirrfaktor 1% , Frequenzbereich 18–20 000 Hz.

U= Uher-Tonbandgerät 4000-Report S bei 19cm/sec, Frequenzumfang 40–20 000 Hz $\pm 3\text{db}$, Gleichlauf $\pm 0,15\%$.

V= Mikrofon-Verstärker nach Funkschau 1965/436, Frequenzgang 20–20 000 Hz, gemessene Verstärkung 11-fach.

W=Wiedergabeteil des Tonbandgerätes, zugeschaltet unter X I-2.

X= Umschaltmöglichkeiten

Y= Umschaltkontakte gegen 1 oder 2.

Z= Zweistrahloszillograph Telequipment LD Typ D.43. Frequenzgang DC bei jeder Schaltungsart bis über 1 MHz. Ein Strahl hat das Messsignal abgebildet, über den zweiten sind Vergleichsfrequenzen ab Tongenerator zur Darstellung gelangt.

Die typischen Signalverläufe innerhalb des Messplatzes bei verschiedenen Untersuchungsarten entsprechend den Abkürzungen in der Tabelle 4

B= Bewegungsabläufe direkt verfolgt. Eingesetzte Geräte: T, S.

Ld= direkte Lautstärkenmessung. Signalverlauf: M, V, X II-1, N.

Li= indirekte Lautstärkenmessung. Sie ist nur vergleichsweise bei konstanter Aussteuerung des Tonbandes bei der Aufnahme und fixer Stellung von P möglich. Signalverlauf: Aufzeichnung: M, V, U(A, B). Auswertung: U (B, W), X I-2, P, (X III-2), X II-2, N.

Sd= direkte Spektrenauswertung. Da die Aufnahme des Obertonspektrums generell relativ langwierig ist, kommt diese nur bei Modellversuchen, wo keine Veränderung der physiologischen Gegebenheiten befürchtet werden muss, in Frage. Signalverlauf: M, V, X I-1, P, X III-1, X II-2, F, N.

Si= indirekte Spektrenauswertung. Sie stellt im physiologischen Experiment die Regel dar. Signalverlauf: Aufnahme: M, V, U (A, B). Auswertung: U (B, W), X I-2, P, X III-1, X II-2, F, N.

Td= direkte Tonhöhenauswertung. Signalverlauf: T, E, L, (Z).

Ti= indirekte Tonhöhenauswertung. Diese Methode stellt meistens eine Ergänzung zur indirekten Spektrenauswertung dar, indem die gefundenen Teilfrequenzen noch genau ausgeschwebt werden. Signalverlauf: Aufzeichnung: M, V, U (A, B). Auswertung: U (B, W). + T, E, L, (Z).

Für die Aufnahme von Resonanzkurven (je etwa 30 Messpunkte + kontinuierliches Verfolgen des Verlaufs) sind normalerweise Sinustöne mittels des Ohrhörers (O) in die Strukturen injiziert worden, und dann über Mikrofon (Abstand von der Schallquelle oder der Öffnung der Struktur jeweils 5,5cm) auftretende Veränderungen gegenüber der Bezugskurve (Abbildung 42 c) verfolgt worden. Dies gilt für die Kurven der Luftröhrenuntersuchungen am Flamingo (*Phoenicopterus ruber*) in Abbildung 30 f+g auf Seite 83, sowie an der Nilgans (*Alopochen aegyptica*) und dem Weissstorch (*Ciconia ciconia*) zusätzlich in Abbildung 31 a auf Seite 84. Auf die gleiche Weise sind die Resonanzen des Mandarinerpallabrynthos ermittelt worden (Abbildung 33 b, Seite 89). Der Signalverlauf führt auf der Senderseite über folgende Stufen: F, X III-2, G, X IV-1, D, E, O. Die Auswertung verläuft wie folgt: M, V, X I-1, P, X II-2, N.

Lediglich die Kurve eines trockenen Stockerpallabrynthos (Abbildung 33 a, Seite 89) ist mit Rauschsignalen ausgemessen worden, nach dem Prinzip: senderseitig: R, X IV-2, D, E, O. Bei dieser Version geschieht die Frequenzauswertung empfangsseitig: M, V, X I-1, P, X III-1, X II-2, F, N.

Abbildung 42: KONTROLL-MESSKURVEN des Niederfrequenzvoltmeters mit vorgeschaltetem Filter (a), der Ausgangsspannung des Generatorteils (b) und der Anordnung zur Auswertung von Resonanzeigenschaften (c).

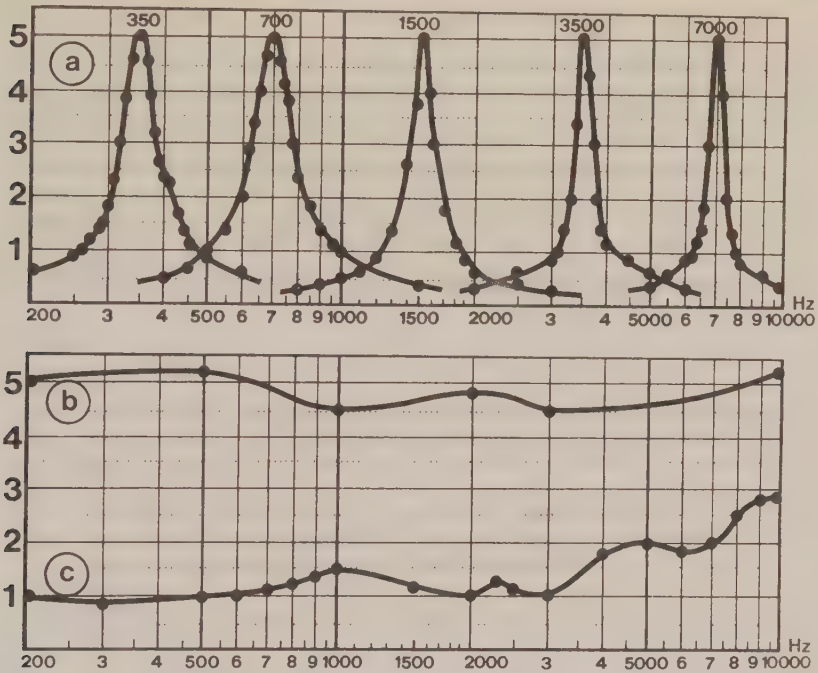
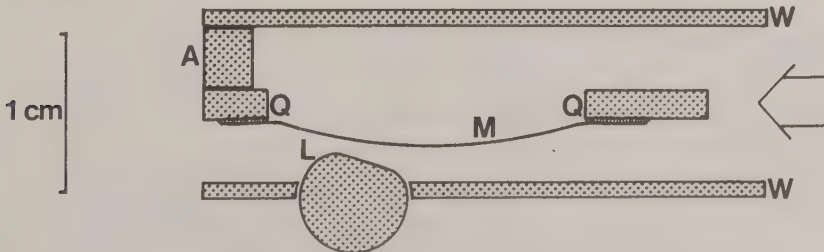


Abbildung 43: LAENGSSCHNITT DURCH EIN SYRINXMODELL FUER DRUCKLUFTBETRIEB

A=Abschluss des Luftraumes hinter der Membran, L= Labiumimitation, M=Membran, Q=Querwand mit ausgesägter Oeffnung für die Gummihaut, ins Rohr eingeschoben und festgeleimt, W=Wand des Acrylharzrohres 10/12mm.

Die Befestigung der eingesetzten Membranen aus Präservativgummi oder dünnen Gummiplatten an den Acrylharzflächen hat auf einem Umweg zu geschehen: Zuerst muss eine anlösende Schicht eines Kontaktklebers aufgetragen werden. Erst auf dieser kann mittels Gummilösung die Membran sicher verankert werden.



c) Beobachtungen an lebenden Vögeln

Diese fast ausnahmslos auf den Seiten 86 und 87 sowie in der Abbildung 34 auf Seite 91 dargestellten Beobachtungen sind zum überwiegenden Teil im Laufe der Jahre 1972-1974 im Zoologischen Garten Basel vorgenommen worden.

Einzelne Vorgänge haben sich während dieser Zeit auch in oder um Basel gelegentlich genauer verfolgen lassen. So sind die Untersuchungen an Türkentauben im Frühjahr 1974 im St. Johannquartier zustande gekommen, diejenigen bezüglich Schnabelstellungen und Atembewegungen an Amseln beziehungsweise Grünlingen im Frühsommer 1973 in Riehen.

Die Papageiensprechversuche sind Ende Winter desselben Jahres in einem Privatzoo in der Nähe von Oberdorf (Kanton Basel-Land) und das Hahnenkrähen im März 1974 im nahen Elsass (Frankreich) eingehender studiert worden.

VI) LITERATURVERZEICHNIS (Die Ziffern in Klammern verweisen auf die Seitenzahlen der Zitate. * bezeichnen einige Uebersichtsdarstellungen bestimmter Themenkreise oder Aspekte.)

- 1) ABS, M.
1969. Zur Bioakustik des "Stimmbruchs" bei Hausenten. Zool. Anz. Suppl. 33: 298-301. (70)
- 2) - 1970a. Ueber Hormonwirkungen auf Lautäußerungen von Haustauben. J. Orn. 111: 227-9. (71)
- 3) - 1970b. Acoustical properties of the bulla ossea and vocal behaviour of domestic drakes (Anas platyrhynchos). XV Congr. Int. Orn. Abstr., The Hague: 8.
- 4) *AKESTER, A. R.
1960. Air sacks. J. Anat. 94: 487-505. (47)
- 5) ALDROVANDUS, U.
1600. Ulyssis Aldrovandi Ornithologia, 3vol. Bononiae. (5)
- 6) *AMES, P. L.
1971. The morphology of the syrinx in passerine birds. Peabody Mus. Bull. 37, (37, 52)
- 7) ANDREW, R. J.
1969. The effects of testosterone on avian vocalizations. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 97-130. (79)
- 8) *ARMSTRONG, E. A.
1963. A study of bird song. Oxford University Press: 335p. (6, 15, 22, 28, 29, 31)
- 9) - 1969. Aspects of the evolution of man's appreciation of bird song. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 343-65.
- 10) BEEBE, C. W.
1925. The variegated tinamou, *Crypturus variegatus* v. (Gmelin). Zoologica 6: 195-227. (78)
- 11) BERGER, M. und HART, J. S.
1968. Ein Beitrag zum Zusammenhang zwischen Stimme und Atmung bei Vögeln. J. Orn. 109: 421-4. (77, 92, 94)
- 12) - 1972. Die Atmung beim Kolibri *Amazilia fimbriata* während des Schwirrfluges bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. J. comp. Physiol. 81: 363-80. (94)
- 13) BERGER, M., ROY, O. Z. und HART, J. S.
1970. The co-ordination between respiration and wing beats in birds. J. comp. Physiol. 66: 190-200. (94)
- 14) BERGMANN, G.
1964. Zum Problem der gemischten Kolonien: Tonband- und Dressurversuche mit Limikolen und Anatiden. Orn. Fenn. 41: 1-13. (6)
- 15) BERGMANN, H.-H.
1973. Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*). Ein Beitrag zum Problem angeborener und erworbener Gesangsmerkmale. J. Orn. 114: 317-38. (27)
- 16) BERTRAM, B.
1970. The vocal behaviour of the Indian Hill Mynah, *Gracula religiosa*. Anim. Behav. Monogr. 3: 81-192. (8)
- 17) BORROR, D. J. und REESE, C. R.
1956. Vocal gymnastics in wood thrush songs. Ohio J. Sci. 56: 177-83. (95, 96)
- 18) BRACKENBURY, J. H.
1971. Airflow dynamics in the avian lung as determined by direct and indirect methods. Resp. Physiol. 13: 319-29. (47, 92, 93)

- 19) BREMOND, J.-C.
1966. Reconnaissance de schémas réactogènes liés à l'information contenue dans le chant territorial du rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) Proc. XIV. Int. Orn. Congr. Oxford: 217-29. (7, 8, 15)
- 20) BROCKWAY, B. F.
1969. Roles of Budgeriar vocalization in the integration of breeding behaviour. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 131-58. (10)
- 21) *BROMAN, I.
1943. Ueber die Entwicklung der Syrinx bei den Enten- und Sägervögeln. Gegenbaurs Morph. Jb. 89: 159-232. (49, 70, 88)
- 22) BROSSET, A. und CHAPPUIS, C.
1968. Effects de la prédation sur l'évolution des cris des jeunes oiseaux. I, La terre et la vie 373-89. (21)
- 23) BROWN, J. L.
1969. The control of avian vocalizations by the central nervous system. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 79-96. (5)
- 24) - 1971. Exploratory study of vocal areas in brain. Behaviour 39: 91-127. (97)
- 25) BUCKLEY, P. A. und BUCKLEY, F. G.
1972. Individual egg and chick recognition by adult royal terns (*Sterna maxima maxima*). Anim. Behav. 20: 457-62.
- 26) BUSNEL, R. G. und BREMOND, J. C.
1961. Etudes préliminaires du décodage des information contenues dans le signal acoustique territoire du rouge-gorge. Comptes rend. Acad. Sci. 252: 608-10. (7, 15)
- 27) CALDER, W. A.
1970. Respiration during song in the canary. J. comp. Biochem. Physiol. 32: 251-8. (5, 77 92, 93)
- 28) CAMPANA, A.
1875. Anatomie de l'appareil pneumatique-pulmonaire etc. chez le poulet. Masson, Paris. (49)
- 29) CANAUD, R. D.
1970. Aerodynamic whistles. Sci. Amer. 222: 40-6. (54)
- 30) CHAMBERLAIN, D. R., GROSS, W. B., CORNWELL, G. W. und MOSBY, H. S.
1968. Syringeal anatomy in the common crow. AUK 85: 244-52. (99)
- 31) CHAPPUIS, C.
1969. Un cline vocal chez les oiseaux palaeartiques: variation tonale des vocalisations sous différentes latitudes. Alauda 37: 59-71. (21)
- 32) - 1971. Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux: l'évolution des chants en forêt équatoriale. La terre et la vie: 183-202. (20)
- 33) COLLIAS, N. E. und COLLIAS, E. C.
1956. Some mechanisms of family integration in ducks. AUK 73: 378-400. (10)
- 34) *CONRAD, R.
1915. Untersuchungen über den unteren Kehlkopf der Vögel: Zur Kenntnis der Innervierung. Z. wiss. Zool, Leipzig, 114: 532-76. (5)
- 35) COWAN, P. J.
1973a. Parental calls and the approach behaviour of young Canada geese: a laboratory study. Can. J. Zool. 51: 647-50. (26)
- 36) - 1973b. Parental calls and the approach behaviour and distress vocalization of young domestic chicken. Can. J. Zool. 51: 961-7. (26)
- 37) - 1974. Synthetic parental calls, auditory discrimination learning and individual recognition by young precocial birds: frequency, intensity and duration. J. Zool. Lond. 172: 317-30.

- 38) CROOK, J. H.
1969. Functional and ecological aspects of vocalizations in Weaver-Birds. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 265-89. (7, 10)
- 39) CUVIER, G.
1795. Mémoire sur le larynx inférieur des oiseaux. Mag. encycl. ou J. Sci. :300. (39)
- 40) - 1800. Mémoire sur les instruments de la voix des oiseaux. J. Phys. Chimie 50: 426-51. (5, 90)
- 41) DELIUS, J. D.
1971. Neural substrates of vocalizations in gulls and pigeons. Exp. Brain Res. 12: 64-80. (97)
- 42) DEMSKI, L. S., GERALD, J. W. und POPPER, A. N.
1973. Central and peripheral mechanisms of teleost sound production. Amer. Zool. 13: 1141-61. (99)
- 43) DITTUS, W. P.-J. und LEMON, R. E.
1970. Auditory feedback in the singing of cardinals. IBIS 112: 544-8. (27)
- 44) DOOLING, R. J., MULLIGAN, J. A. und MUELLER, J. D.
1971. Auditory sensitivity and song spectrum of the common canary (*serinus canarius*). J. acc. Soc. 50: 700-9. (16)
- 45) *DUNCKER, H.-R.
1971. The lung air sac system of birds; a contribution to the functional anatomy of the respiratory apparatus. Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 45/6: 1-171. (49)
- 46) DUERRWANG, R.
1972. Syrinx. Anatomie und Funktion (unveröff. Diplomarbeit, Zool. Inst. Universität Basel), 89p. (78, 81)
- 48) EMLEN, S. T.
1971. The role of song in individual recognition in the Indigo Bunting. Z. Tierpsychol. 28: 241-6. (11)
- 49) EVANS, R. M.
1972. Development of an auditory discrimination in domestic chicks. Anim. Behav. 20: 77-87. (10)
- 50) - 1973. Differential responsiveness of young ringbilled gulls and Herring gulls to adult vocalizations of their own and other species. (Mew calls) Can. J. Zool. 51: 759-70. (6)
- 51) EVANS, R. M. und MATTSO, M. E.
1972. Development of selective responsiveness to individual maternal vocalizations in young *Gallus gallus*. Can. J. Zool. 50: 777-80. (10)
- 52) EYTON
1838. A monography of anatidae. London. (36)
- 53) FALLS, J. B.
1969. Functions of territorial song in the white-throated sparrow. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 207-32. (11, 21, 28, 31)
- 54) FEDDE, M. R.
1970. Peripheral control of avian respiration. Fed. Proc. 29: 1664-73.
- 55) FICKEN, M. A. und FICKEN, R. W.
1969. Response of Bluewinged Warblers and Golden-winged Warblers to their own and other' species song. Wilson B. 81: 69-74. (28)
- 56) FLEUSTER, W.
1973. Versuche zur Reaktion freilebender Vögel auf Klangattrappen verschiedener Buchfinkenalarme. J. Orn. 114: 417-28. (19)
- 57) FORBES, W. A.
1880. Anatomy of passerine birds II, III. Proc. Zool. Soc. Lond.: 380-6, 387-91. (5)
- 58) FUEBRINGER, M.
1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II Allg. Teil. Amsterdam. (5)

- 59) GADOW, H.
1883. Notice of a communication on the arrangement and disposition of the muscles of the avian syrinx. *Proc. Zool. Soc. Lond.*: 74. (5)
- 60) *GADOW, H. und SELENKA, E.
1891. Aves. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs in Wort und Bild, 2 Bde. Anat. Teil. (5)
- 61) GALAMBOS, R.
1954. The neural mechanisms of audition. *Physiol. Rev.* 34: 495-528. (18)
- 62) GARROD, A. H.
1876. On some anatomical characters which bear upon the major divisions in passerine birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.* (5)
- 63) - 1877. On the anatomy of passerine birds II, III. *Proc. Zool. Soc. Lond.*: 447-53, 523-6. (5, 40)
- 64) - 1881. Collected papers of A. H. Garrod in memoriam. (Ed. W. A. FORBES) London. (5)
- 65) GAUNT, A. S., STEIN, R. C. und GAUNT, S. L. L.
1973. Pressure and air flow during distress calls of the starling (*Sturnus vulgaris*). *J. Exp. Zool.* 183: 241-61. (77, 92, 93)
- 66) *GAUNT, A. S. und WELLS, M. K.
1973. Models of syringeal mechanisms. *Amer. Zool.* 13: 1227-47. (73)
- 67) *GEORGE, J. C. und BERGER, A. J.
1966. Avian myology. Syringeal muscles. London & New York, Academic Press: 264-70. (41)
- 68) GIRARDI, M.
1784. Organi della respirazione degli ucelli. *Mem. math. fis. Soc. Ital. Verona*, Bd. III: 732-48. (5)
- 69) GLATT, M.
1973. Atmungsreaktion der Taube auf differenzierte Belüftung ihres Atemsystems. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, 186: 67-78. (93)
- 70) GOODRICH, E. S.
1958. Studies on the structure and development of vertebrates. London & New York, Vol. I, ch. XI: 599-606. (47)
- 71) GOTTLIEB, G.
1965. Prenatal auditory sensivity. *Science* 147: 1596-8. (6)
- 72) - 1966. Species identification by avian neonates. *Anim. Behav.* 14: 282-90. (6)
- 73) - 1971. Development of species identification in birds: an inquiry into prenatal determinants of perception: Univ. of Chicago Press. (10)
- 74) GOTTLIEB, G. und VANDENBERGH, J. G.
1968. Ontogeny of vocalization in duck and chick emryos. *J. Exp. Zool.* 168: 307-26. (26, 70)
- 75) GOULD, S. J.
1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41: 587-640. (87)
- 76) *GREENEWALT, C. H.
1968. Birdsong: Acoustics and physiology. Smithsonian Inst. Press. Washington, 194p. (5, 60, 71, 81, 85, 86, 95, 96, 102)
- 77) - 1969. How birds sing. *Scientific Amer.* 221: 126-39. (86)
- 78) GRIFFIN, D. R.
1953. Acoustic orientation in the oil bird *Steatornis caripensis*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* (Washington) 39: 884-93. (16)
- 79) GROEBBELS, F.
1925. Die Vogelstimme und ihre Probleme. *Biol. Zentralb.* 45: 231-52.
- 80) - 1932. "Der Vogel" Vol. I, Bornträger, Berlin.
- 81) GROSS, W. B.
1964. Voice production by the chicken. *Poultry Sci.* 43: 1005-8. (58, 92)

- 82) GRUETZNER, P.
1879. Physiologie der Stimme und Sprache. In: Hermann's Handbuch der Physiologie I, Bd. 2, Leipzig. (5)
- 83) GUERTLER, W.
1973. Artisolierende Parameter des Revierrufs der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*) J. Orn. 114: 305-16. (15)
- 84) GUETTINGER, H. R.
1973. Kopiervermögen von Rhythmus und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger *Lonchura*-Arten (*Estrildidae*). Z. Tierpsychol. 32: 374-85. (27, 28)
- 85) GUETTINGER, H. R. und ACHERMANN, J.
1972. Die Gesangsentwicklung des Kleinelsterchens (*Spermestes oncellata*). J. Orn. 113: 37-48.
- 86) GUETTINGER, H. R. und NICOLAI, J.
1973. Struktur und Funktion der Rufe bei Prachtfinken (*Estrildidae*). Z. Tierpsychol. 33: 319-34. (6, 7, 20)
- 87) GWINNER, E.
1964. Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkraben. Z. Tierpsychol. 21: 657-748. (8)
- 88) HAECKER, V.
1898. Ueber den unteren Kehlkopf der Singvögel. Anat. Anz. 14. (39)
- 89) *- 1900. Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Gustav Fischer, Jena. 102p. (39, 42, 45)
- 90) - 1924. Ueber die Innervierung der Vogelsyrinx. Z. Morph. Antrop. 24: 47-58. (46)
- 91) HAGIWARA, S., CHICHIBU, S. und SIMPSON, N.
1968. Neuromuscular mechanisms of wingbeat in hummingbirds. J. comp. Physiol. 60: 209-18. (99)
- 92) HALL-CRAGGS, J.
1962. Development in the song of blackbird. IBIS 104: 277-300. (27)
- 93) - 1969. The aesthetic content of bird song. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 367-81. (13)
- 94) HARTSHORNE, C.
1956. The monotony-threshold in singing birds. AUK 73: 176-92. (21)
- 95) HEATON, M. B.
1972. Prenatal auditory discrimination in the wood duck (*Aix sponsa*). Anim. Behav. 20: 421-4. (6)
- 96) HEINROTH, O und HEINROTH, M.
1924/8. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin. (36)
- 97) HEINZ, G.
1973. Response of ring-necked pheasant chicks (*Phasianus colchicus*) to conspecific calls. Anim. Behav. 21: 1-9. (26)
- 98) *HELB, H.-W.
1973. Analyse der artisolierenden Parameter im Gesang des Fitis (*Phylloscopus t. trochilus*) mit Untersuchungen zur Objektivierung der analytischen Methode. J. Orn. 114: 145-106. (7, 15)
- 99) HELMHOLTZ, H. v.
1860. Theorie der Luftschwingungen in Röhren mit offenen Enden. Crelles J. Math. 57.
- 100) HERISSANT
1753. Mém. Acad. Sci. Paris: 279-95. (5)
- 101) HERSH, G. L.
1966. Bird voices and resonant tuning in helium-air mixtures. Ph.D Thesis, Univ. California, Berkeley, 78p. (81, 85)
- 102) *HESS, E. H.
1959. Imprinting. Science 130: 133-41. (28)

- 103) HINDE, R. A.
1958. Alternative motor patterns in chaffinch. *Anim. Behav.* 6: 211-8. (9, 31)
- 104) *- 1969. Editor. THORPE, W. H.: Bird vocalizations. Their relations to current problems in biology and psychology. Cambridge University Press, 394p.
- 105) HINDS, D. S.
1971. Tracheal dead space in the respiration of birds. *Evolution* 25: 429-40. (94)
- 106) HINSCH, K.
1972. Akustische Gesangsanalyse beim Fitis (*Phylloscopus trochilus*) zur Untersuchung der Rolle der Luftröhre bei der Stimmerzeugung der Singvögel. *J. Orn.* 113: 315-22. (5, 71)
- 107) HOLST, E. v. und MITTELSTAEDT, H.
1950. Das Reafferenzprinzip. *Naturwiss.* 37: 464-76.
- 108) HOOKER, T. und HOOKER, B. I.
1969. Duetting. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 185-205. (10, 16)
- 109) HUTCHISON, R. E., STEVENSON, J. G. und THORPE, W. H.
1968. The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour* 32: 150-7. (10, 14)
- 110) HUXLEY, Th. H.
1871. A manual of the anatomy of vertebrated animals. London: 103.
- 111) IMMELMANN, K.
1969. Song development in the Zebra Finch and other Estrildid Finches. In: Bird vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 61-74. (27)
- 112) IMPEKOVEN, M.
1973. Response-contingent prenatal experience of maternal calls in the peking duck (*Anas platyrhynchos*). *Anim. Behav.* 21: 164-8. (10, 26)
- 113) INGOLD, P.
1973. Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinen Küken bei Tordalken (*Alca torda*). *Behaviour* 45: 154-90. (10, 14, 26)
- 114) JACOBÆUS, O.
1673. Anatomie Psittaci. In: Act. Hafn. Vol. II. (5)
- 115) JOHNSTONE, B. M. und BOYLE, A. J. F.
1967. Basilar membrane vibration examined with the Mössbauer technique. *Science* 158: 389-90.
- 116) JOOS, M.
1948. Acoustic Phonetics. In: *Language* 24, No. 2 Suppl. (*Language Monogr.* 23: 1-136): 32-5.
- 117) JOUVENTIN, P.
1972. Un nouveau système de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. *Behaviour* 43: 176-85. (7, 10, 14)
- 118) JUILLET, A.
1912. Poumon des oiseaux. *Arch. Zool. exp. et gén.* 9. (47)
- 119) KADONO, H., OKADA, T. und ONO, K.
1963. Electromyographic studies on the respiratory muscles of the chicken. *Poultry Sci.* 42: 121-30. (5, 47, 93)
- 120) *KAINZ, F.
1961. Die Sprache der Tiere. *Wien.* (4, 18)
- 121) KARTEN, H. J.
1967/8. The ascending auditory pathway of the pigeon. I, II. *Brain Res.* 6: 409-27; 11: 134-53. (18)
- 122) *KING, A. S.
1966. The functional anatomy of the lungs and airsacs. *Int. Rev. gen. exp. Zool.* 171-267. (47)
- 123) KLOEK, G. P. und CASLER, C. L.
1970. The lung and air-sac system of some small passerine birds. *Amer. Zool.* 10: 558 (Abstract). (49)

- 124) KNECHT, S.
1940. Ueber den Gehörsinn und die Musikalität der Vögel. *J.comp.Physiol.* 27: 171-232. (16)
- 125) KNEUTGEN, J.
1964. Beobachtungen über die Anpassung von Verhaltensweisen an gleichförmige akustische Reize. *Z.Tierpsychol.* 21: 763-79. (8)
- 126) *- 1969. "Musikalische Formen" der Schamadrossel und ihre Funktion. *J.Orn.* 110: 245-90. (10, 21, 27, 92, 93)
- 127) KOEDITZ, W.
1925. Ueber die Syrinx einiger Clamatores und ausländischer Oscinen. *Z.wiss.Zool, Leipzig* 126: 70-144. (5, 39, 41)
- 128) KONISHI, M.
1963. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the domestic fowl. *Z.Tierpsychol.* 20: 249-367. (5, 26)
- 129) - 1965a. Effects of deafening on song development in American Robins and Black-headed Grosbeaks. *Z.Tierpsychol.* 22: 584-99. (5)
- 130) - 1965b. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-crowned Sparrow. *Z.Tierpsychol.* 22: 770-83. (5, 101)
- 131) - 1969. Time resolution by single auditory neurones in birds. *Nature(Lond.)* 222: 566-7. (5, 10)
- 132) *- 1970a. Comparative neurophysiological studies of hearing and vocalizations in songbirds. *J.comp.Physiol.* 66: 257-72. (5, 16)
- 133) - 1970b. Evolution of design features in the coding of species specificity. *Amer.Zool.* 10: 67-72. (21)
- 134) - 1971. Sound localization in barn owl. *J.acc.Soc.* 500: 148. (19)
- 135) KONISHI, M. und NOTTEBOHM, F.
1969. Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: *Bird vocalizations*, Ed.R. A. Hinde, Cambridge University Press: 29-48. (5, 45)
- 136) LANGFORD, A. und HOGAN, J. A.
1973. Effects of chick vocalizations on ongoing behaviour. *Anim.Behav.* 21: 160-3. (26)
- 137) LANYON, W. E.
1969. Vocal characters and avian systematics. In: *Bird vocalizations*, Ed.R. A. Hinde, Cambridge University Press: 291-310. (6)
- 138) LASIEWSKI, R. C. und CALDER, W. A. jr.
1971. A preliminary allometric analysis of respiratory variables in resting birds. *Resp. Physiol.* 11: 152-66. (87)
- 139) LATHAM, J.
1798. An essay on the trachea or windpipes of various kinds of birds. *Trans.Linn.Soc. Lond.* 4: 90-125. (5)
- 140) LEMON, R. E.
1970. Lateralization of bird song. *Science* 170: 1333-4. (97)
- 141) - 1973. Nervous control of the syrinx in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*) *J.Zool.Lond.* 171: 131-40. (60, 97, 98, 101)
- 142) LEMON, R. E. und CHATFIELD, C.
1973. Organization of song of rose-breasted grossbeaks (*Pheucticus ludovicianus*). *Anim. Behav.* 21: 28-44. (27, 31)
- 143) LEPPELSACK, H. J.
1974. Funktionelle Eigenschaften der Hörbahn im Feld L des Neostriatum caudale des Staren (*Sturnus vulgaris* L., Aves). *J.comp.Physiol.* 88: 271-320. (16)
- 144) LEWIS, L. B. und DOMM, L. V.
1948. A sexual transformation of the osseus bulla in duck embryos following administration of estrogen. *Physiol. Zool.* 21: 65-9. (51)
- 145) LOCKNER, F. R. und MURISH, D. E.
1972. Effect of interclavicular air sac pressures on call production in mallard ducks. *Amer.Zool.* 12: 664 (Abstract). (58, 71)

- 146) LOEHL, H. und THIELCKE, G.
1973. Alarmlaute europäischer und nordafrikanischer Tannenmeisen (*Parus ater ater*, *Parus ater atlas*, *P. ater ledouci*) und der Schwarzschofmeise (*P. melanophus*). *J. Orn.* 114: 250-2. (6)
- 147) MAKATSCH, W.
1954. Die Vögel der Erde. Berlin.
- 148) MARLER, P.
1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11: 13-39. (19)
- 149) - 1969. Tonal quality of bird sounds. In: *Bird vocalizations*. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 5-18. (22)
- 150) * - 1970a. A comparative approach to vocal learning. *J. comp. Physiol. Psychol.* 71: 1-25. (29, 30)
- 151) - 1970b. Birdsong and speech development: could there be parallels? *Amer. Scientist* 58: 669-74. (7, 8)
- 152) MARLER, P., MUNDIGER, P., WASER, M. S. und LUTJEN, A.
1972. Effects of acoustical stimulation and deprivation on song development in red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Anim. Behav.* 20: 586-606. (29)
- 153) MARLER, P. und TAMURA, P.
1964. Culturally transmitted patterns of vocal behaviour in Sparrows. *Science* 146: 1483-6. (7, 29)
- 154) MAYR, E.
1956. Gesänge und Systematik. *Beitr. Vogelkunde* 5: 112-7. (6)
- 155) MEDWAY, Lord
1959. Echo-location among Collocalia. *Nature (Lond.)* 184: 1352-3. (16)
- 156) MESSMER, E. und MESSMER, I.
1956. Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Räumen. *Z. Tierpsychol.* 13: 341-441. (6)
- 157) METFESSEL, M.
1935. Roller canary song produced without learning from external sources. *Science* 81: 470. (28)
- 158) MILLER, A. H.
1934. Vocal apparatus of some northamerican owls. *Condor* 36: 204-13. (58, 78)
- 159) MILLIGAN, M.
1966. Vocal responses of white-crowned sparrows to recorded songs of their own and other species. *Anim. Behav.* 14: 356-61. (7, 15)
- 160) MILLIKAN, G. C.
1972. The development of filial behaviour in ducklings. *Behaviour* 43: 13-47. (6, 11)
- 161) MILNE EDWARDS, H.
1876/7. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée*. Paris, T. II + XII. (5, 39)
- 162) * MISKIMEN, M.
1951. Sound production in passerine birds. *AUK* 68: 493-504. (54, 60, 89, 93, 99)
- 163) - 1957. Absence of syrinx in the Turkey vulture (*Cathartes aura*). *AUK*: 104-5. (32)
- 164) MORTON, E. S.
1970. Ecological sources of selection on avian sounds. Diss. presented to the Graduate School of Yale University. (20)
- 165) MUELLER, B.
1908. The air-sacs of the pigeon. *Smithsonian misc. Coll.* 50: 365-414. (47)
- 166) MUELLER, Joh.
1837. *Handbuch der Physiologie des Menschen*. Bd. II, 1, Koblenz: 223. (5)
- 167) - 1845. Ueber die typischen Verschiedenheiten der Stimmorgane der Passerinen. *Abh. Berliner Akad.* : 321 + 405. (37, 78)

- 168) MURPHEY, R. K. und PHILLIPS, R. E.
1967. Central patterning of a vocalization in fowl. *Nature*(Lond.)216: 1125-6. (5, 77, 98)
- 169) MYERS, J. A.
1917. Studies of the syrinx of *Gallus domesticus*. *J. Morph.* 29: 165-201. (5, 49, 51, 53, 59, 78, 81)
- 170) NAUMANN, J. A. und NAUMANN, J. F.
1822/53. *Naturgeschichte der Vögel Deutschlands*. Leipzig. Bd.10
- 171) NAUMANN-HENNICKE
1897. *Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas*. Bd.6, Gera.
- 172) NEWTON, A. und GADOW, H.
1893/6. *A Dictionary of Birds*. Adam & Charles Black, London.
- 173) NICOLAI, J.
1959. Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels. *J. Orn.* 100: 39-46. (28)
- 174) - 1964. Der Brutparasitismus der Viduinen als ethologisches Problem. Prägungsphänomene als Faktoren der Rassen- und Artbildung. *Z. Tierpsychol.* 21: 129-204. (8, 28)
- 175) - 1973. Das Lernprogramm in der Gesangsausbildung der Strohvitwe (*Tetraenura fischeri* Reichenow). *Z. Tierpsychol.* 32: 113-38. (28)
- 176) NOTTEBOHM, F.
1970a. Ontogeny of bird song: *Science* 167: 950-6. (21, 27, 29, 46, 97)
- 177) - 1970b. Lateralization of bird song. *Science* 170: 1334-5. (97)
- 178) - 1971a. Organization of song in cardinals. *Anim. Behav.* 19: 1-17. (15)
- 179) - 1971b. Neural lateralization of vocal control in a passerine bird. *J. Exp. Zool.* 177: 229-62. (5, 8, 60, 97, 98)
- 180) - 1971c. Vocalization and breeding behaviour of surgically deafened ring doves. *Anim. Behav.* 19: 313-27. (26)
- 181)*- 1972. Neural lateralization of vocal control in a passerine bird. II. Subsong, calls and a theory of vocal learning. *J. Exp. Zool.* 179: 35-50. (5, 26, 27, 97)
- 182) OWEN, R.
1835. "Aves" in: *Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiology*. London, vol. I. (5, 39)
- 183) PARSONS, J.
1766. An account of some peculiar advantages in the structure of the aspera arteria or windpipes of several birds. *Philos. Trans.* 5: 204. (5)
- 184)*PAULSEN, K.
1967. Das Prinzip der Stimmbildung in der Wirbeltierreihe und beim Menschen. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a.M.
- 185) PAYNE, R. B.
1973. Vocal mimicry of the paradise whydahs (*Vidua*) and response of female Whydahs to the songs of their hosts (pytilia) and their mimics. *Anim. Behav.* 21: 762-71. (8)
- 186) PENFIELD, W. et al.
1959. *Speech and brain mechanisms*. Princeton University Press.
- 187) PERRAULT
1733. *Histoire Acad. Sci. Paris 1666-1699*. T. III, 1^{ère} partie 220, 2^{ème} partie 11. (5)
- 188) PETERSON, R.
1963. *Die Vögel Europas*. Hamburg/Berlin.
- 189) PHILLIPS, R. E., YOUNGREN, O. M. und PEEK, F. W.
1972. Repetitive vocalizations evoked by local electrical stimulation of avian brains. I. Awake chickens (*Gallus gallus*). *Anim. Behav.* 20: 689-705. (97)
- 190)*PORTMANN, A.
1950. *Traité de Zoologie*, Masson, Paris. Tome XV: 263-9.
- 191) POTASH, L. M.
1970a. Vocalization elicited by electrical brain stimulation (*Coturnix*). *Behaviour* 36: 149-67. (5, 97)
- 192) - 1970b. Neuroanatomical regions relevant to production and analysis of vocalizations within the avian torus semicircularis. *Experientia* 26: 1104-5. (5, 97)

- 193) POTASH, L. M.
1970c. Signal detection problem and a solution in Japanese Quail. Amer. Zool. 10: 482.
- 194) - 1971. Noise induced changes in the acoustical signal of the Japanese quail. Amer. Zool. 11: 633. (8)
- 195) POULSON, H.
1959. Song learning in the domestic canary. Z. Tierpsychol. 16: 173-8. (28)
- 196) *PUMPHREY, R. J.
1961. Sensory organs: Hearing. In: A. J. Marshall, biology and comparative physiology of birds. London: Academic Press, vol. 2, ch. 15: 69ff. (17)
- 197) PYE, J. D.
1972. Bimodal distribution of constant frequencies in some hipposiderid bats. J. Zool. (Lond.) 166: 323-35. (16)
- 198) REINSTEIN, E.
1911. Untersuchungen der Schwingungen gleichförmig gespannter elliptisch begrenzter Membranen. Ann. Phys. 35: 109-44. (66)
- 199) RETHI, L.
1908. Untersuchungen über die Stimme der Vögel. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Abt. III, math.-natw. Cl. 117: 93-109. (5)
- 200) *RUEPPELL, W.
1933. Physiologie und Akustik der Vogelstimme. J. Orn. 81: 433-542. (58, 81, 87, 93)
- 201) SAVART, F.
1823. Note sur la voix des oiseaux. Ann. Phys. Chim. 24. (5, 39, 40, 54)
- 202) - 1826. Mémoire sur la voix des oiseaux. Ann. Phys. Chim. 32. (5)
- 203) SCHEID, P. und PIIPER, J.
1971. Direct measurement of the pathway of respired gas in duck lungs. Resp. Physiol. 11: 308-14. (47)
- 204) SCHMIDT-NIELSEN, K. et al.
1969. Temperature regulation and respiration in the ostrich. Condor 71: 341-52. (93)
- 205) SCHUBERT, M.
1969. Erbliche und durch Lernen erworbene Bestandteile im akustischen Repertoire des Fitislaubsängers (*Phylloscopus t. trochilus* L.) und ihre Bedeutung für die intra-spezifische Kommunikation mit besonderer Berücksichtigung der aggressionsauslösenden Komponenten im Artgesang. Diss. Humboldt-Universität, Berlin. (7, 28)
- 206) SCHUBERT, G.
1971. Experimentelle Untersuchungen über die artkennzeichnenden Parameter im Gesang des Zilpzalp (*Phylloscopus c. collybita* (Vieillot)) Behaviour 38: 289-314.
- 207) *SCHWARTZKOPFF, J.
1949. Ueber Sitz und Leistung von Gehör und Vibrationssinn bei Vögeln. J. comp. Physiol. 31: 527-608. (17, 75)
- 208) - 1952. Ueber den Gehörsinn der Vögel. J. Orn. 93: 91-103. (16)
- 209) - 1957. Untersuchung der akustischen Kerne in der Medulla von Wellensittichen mittels Mikroelektroden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Graz: 374-9. (17)
- 210) - 1958. Ueber nervenphysiologische Resonanz im Acoustic-System des Wellensittichs. Z. Naturforsch. 13b: 205-8.
- 211) *- 1962. Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. 15: 214-336. (5, 26)
- 212) SETTERWALL, C. G.
1901. Studier öfver syrinx hos polymyoda Passeres. Lund. (5, 39, 41)
- 213) SHUFELDT, R. W.
1890. The myology of the raven. London, Mac-Millan Co. (5)
- 214) *STEIN, R. C.
1968. Modulation in bird sounds. AUK 85: 229-43. (75, 99)
- 215) STEVENSON, J. G.
1967. Reinforcing effects of chaffinch song. Anim. Behav. 15: 427-32. (29)

- 216) STEVENSON, J. G.
1969. Song as a reinforcer. In: Bird vocalizations. Ed.R.A.Hinde, Cambridge University Press: 49-60. (29)
- 217) STEVENSON-HINDE, J.
1972. Effects of early experience and testosterone on song as a reinforcer. Anim. Behav. 20: 430-5. (29)
- 218) STORK, H-J.
1971. Zur sozialen Funktion des Gesangs der Amsel. Z. Tierpsychol. 28: 54-8. (7, 8)
- 219) *STRESEMANN, E.
1937. Syrinx. In: BOLK/GOEPPERT/KALLIUS/LUBOSCH, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin+Wien, Bd. III: 867-82.
- 220) *STRUTT, J. W., Baron Rayleigh
1880. Die Theorie des Schalles (dtsh. Uebersetzung v. F. NEESEN), 2Bde. Braunschweig. (64)
- 221) SUTHERLAND, C. A. und MCCHESENEY, D. S.
1965. Sound production in two species of geese. Living Bird 4: 99-106. (85)
- 222) *THIELCKE, G.
1961. Ergebnisse der Vogelstimmenanalyse. J. Orn. 102: 285-300. (5, 8, 11, 20, 28)
- 223) - 1962. Versuche mit Klangattrappen. J. Orn. 103: 266-71. (5)
- 224) - 1965. Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Hinblick auf das Artbildungsproblem. Z. Tierpsychol. 22: 542-66. (7)
- 225) - 1969. Geographic variation in bird vocalizations. In: Bird vocalizations. Ed.R.A.Hinde, Cambridge University Press: 311-39. (7)
- 226) *- 1970a. Vogelstimmen. 156p.
- 227) - 1970b. Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Z. zool. Systematik Evolutionsforsch. 8: 309-20. (7, 8, 28)
- 228) - 1971. Versuche zur Kommunikation und Evolution der Angst-, Alarm- und Rivalenlaute des Waldbaumläufers (*Certhia familiaris*). Z. Tierpsychol. 28: 505-16. (5)
- 229) - 1972. Waldbaumläufer ahmen artfremdes Signal nach und reagieren darauf. J. Orn. 113: 287-96. (8)
- 230) - 1973a. On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations. IBIS 115: 511-6. (28)
- 231) - 1973b. Uniformierung des Gesangs der Tannenmeise (*Parus ater*) durch Lernen. J. Orn. 114: 443-54.
- 232) THIELCKE, G. + M.
1969. Lautformen und verwandtschaftliche Beziehung einiger Laubsänger (*Phylloscopus*) Z. Tierpsychol. 26: 7-22. (6)
- 233) THIELCKE-POLTZ, H. und THIELCKE, G.
1960. Akustisches Lernen verschieden alter schallisolierter Amseln und die Entwicklung erlernter Motive ohne und mit künstlichem Einfluss von Testosteron. Z. Tierpsychol. 17: 211-44. (5, 29)
- 235) THOMPSON, W. L.
1969. Song recognition by territorial male buntings. Anim. Behav. 17: 658-63. (15)
- 236) - 1970. Song variation in a population of indigo buntings. AUK 87: 58-71. (7)
- 237) THORPE, W. H.
1959. Talking birds and the mode of action of the vocal apparatus of birds. Proc. Zool. Soc. Lond. 132: 441-55. (8, 86)
- 238) *- 1961. Bird-song. Cambridge University Press. 143p. (19, 22, 29, 78, 95, 96)
- 239) - 1969. Der Mensch in der Evolution, dtsh. München. 207 S.
- 240) - 1972. Duetting and antiphonal song in birds. Leiden, Behaviour Suppl. 18. (10)
- 241) THORPE, W. H. und LADE, B. I.
1961. The song of some families of the Passeriformes. IBIS 103a: 231-59. (6, 16, 22)

- 242) TODT, D.
1970a. Gesangliche Reaktionen der Amsel auf ihren experimentell reproduzierten Eigen-
gesang. J. comp. Physiol. 66: 294-317. (5, 9)
- 243) - 1970b. Gesang und gesangliche Korrespondenz der Amsel. Naturwissensch. 57: 61-6. (5, 8,
9, 31)
- 244) - 1970c. Die antiphonen Paargesänge des Ostafrikanischen Grassängers *Cisticola humeri*.
J. Orn. 111: 332, 56. (10)
- 245) - 1971a. "Abstraktionsleistung" einer gesanglich korrespondierenden Abessinischen Erddros-
sel (*Geokichla piagiae* Bouvier) Z. Tierpsychol. 28: 59-61. (9)
- 246) - 1971b. Aequivalente und kovalente gesangliche Reaktionen einer extrem regelmässig sin-
genden Nachtigall. J. comp. Physiol. 71: 262-85. (5, 31)
- 247) TRETZEL, E.
1964. Ueber das Spotten der Singvögel, insbesondere ihre Fähigkeit zu spontaner Nachah-
mung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Kiel: 556-65. (8)
- 248) - 1965a. Artkennzeichnende und reaktionsauslösende Komponenten im Gesang der Heidelerche.
Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena: 367-80. (7, 15)
- 249) - 1965b. Imitation und Variation von Schäferpfeifen durch Haubenlerchen (*Galerida c. cristata*
(L.)). Ein Beispiel für spezielle Spottmotiv-Prädisposition. Z. Tierpsychol. 22: 784-
809. (75)
- 250) - 1967. Imitation und Transposition menschlicher Pfliffe durch Amseln. Z. Tierpsychol. 24:
137-61. (8, 75)
- 251) - 1969. Akustisches Lernen und Rhythmusangleichung bei Schamadrosseln (*Copsychus ma-
labaricus* Scop.). Zool. Anz. Suppl. 33: 290-8. (100)
- 252) TSCHANZ, B.
1965. Beobachtung und Experimente zur Entstehung der 'persönlichen' Beziehung zwi-
schen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen. Verh. schweiz. naturf. Ges. 1964:
211-6. (15)
- 253) - 1968. Trottellummen: Die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jungvogel
und Eltern. Z. Tierpsychol. Suppl. 4: 1-103. (15)
- 254) TYMMS, A. O. V.
1913. The syrinx of the common fowl, its structure and development. Proc. Roy. Soc. Vic-
toria 25: 286-306. (5, 49, 51)
- 255) Du VERNEY
1733. Histoire Acad. Sci. Paris 1666-1699, T. II: 4. (5)
- 256) VINCE, M. A.
1969. Embryonic communication, respiration and the synchronization of hatching. In: Bird
vocalizations. Ed. R. A. Hinde, Cambridge University Press: 233-60. (26)
- 257) VINCE, M. A. und CHENG, R. C. H.
1970. Effects of stimulation on the duration of lung ventilation in quail fetuses. J. Exp.
Zool. 175: 477-86. (26)
- 258) VIQU D'AZYR, F.
1779. De la structure des organes qui servent à la formation de la voix, considérés dans
l'homme et dans les différentes classe d'animaux, et comparés entr'eux. Mém.
Acad. Sci. Paris: 178. (5)
- 259) WARNER, R. W.
1969. The anatomy of the avian syrinx. Ph.D. thesis, University of London. (45)
- 260) - 1971. The structural basis of the organ of voice in the genera *Anas* and *Aythia*. J. Zool.
(Lond.) 164: 197-207
- 261) - 1972a. The syrinx in family Columbidae. J. Zool. (Lond.) 166: 385-90.
- 262) - 1972b. The anatomy of the syrinx in passerine birds. J. Zool. (Lond.) 168: 381-93.
- 263) WASSILJEV, Ph. M.
1933. Ueber das Unterscheidungsvermögen der Vögel für die hohen Töne. J. comp. Physiol.
19: 424-38.

- 264) WELTY, J. C.
1963. The life of birds. Ed. Alfred. A. Knopf, New York, (41)
- 265) WHITFIELD, I. C.
1967. Coding in the auditory nervous system. Nature(Lond.)213:756-60. (18)
- 266) W. H. T. und R. E. C. W.
1969. Special review: the mechanisms of bird song. C. H. Greenewalt, 1968. Bird Song: Acoustics and Physiology. IBIS 111: 629-31.
- 267) WICKLER, W.
1973. Artunterschiede im Duettgesang zwischen Trachyphonus d'arnaudii usambiro und den anderen Unterarten von T. d'arnaudii. J. Orn. 114: 123-8. (6)
- 268) WITTGENSTEIN, L.
1953. Philosophische Untersuchungen, Oxford: Basil Blackwell.
- 269) WOLFF, E und WOLFF, E.
1951. The effects of castration on bird embryos. J. Exp. Zool. 116: 59-98. (51)
- 270) WUNDERLICH, L.
1884. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova Acta K. Leopold.-Carol. Akad. Naturf., Halle, 48. (5, 39)
- 271) YARRELL, W.
1827. Observations on the trachea in birds. Trans. Linn. Soc. Lond. 15: 378-91.
- 272) - 1833. On the organs of voice in birds. Trans. Linn. Soc. Lond. 16: 305-21.
- 273) ZEUTHEN, E.
1942. The ventilation of the respiratory tract in birds. K. Danske Videnskab. Selsk. Biol. Medd. 17: 1-50. (93)
- 274) ZIMMER, K.
1935. Beiträge zur Mechanik der Atmung bei den Vögeln im Stand und Flug. Berlin, Zoologica 33/5. (94)

Curriculum vitae

Als Sohn des Dr. Jakob Dürrwang, derzeitiger Leiter der Allgemeinen Gewerbeschule Basel, und der Margaretha geb. Meyer wurde ich, Rudolf Dürrwang aus Basel, am 21. September 1948 in dieser Stadt geboren. Hier schloss ich auch meine Schulausbildung am Realgymnasium mit der Maturität des B-Typus ab. An der Universität Basel studierte ich Zoologie, Botanik, Chemie, Geographie, Geologie sowie Mikrobiologie in Vorlesungen und Kursen folgender Dozenten:

H. Annaheim, W. Arber, S. Fallab, P. Fioroni, E.W. Flückiger, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, T. Kaden, H.P. Laubscher, H. Löffler, H. Nüesch, U. Rahm, H. Schaub, R. Schenkel, E. Schwabe, F. Schwinn, F. Seiler, R. Stamm, W. Stingelin, Ch. Tamm, H. Zoller.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Werner Stingelin, dem ich für sein Verständnis und reges Interesse grossen Dank schulde.

